АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

12

ДЕКАБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1977

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky.*

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение Издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 5/IX 1977 г. Подписано к печати 1/XII 1977 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9½ + ½ печ. л. вкл. = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.68. Тип. зак. 713.
М-46911. Тираж 2605.

1-я тип. издательства «Наука», 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.524.0001.2

Б. М. Миркин

О НЕКОТОРЫХ ЧЕРТАХ СОВРЕМЕННОЙ ФИТОЦЕНОЛОГИИ [1]

B. M. MIRKIN. ON SOME FEATURES OF MODERN PHYTOCOENOLOGY

Методологией современной фитоценологии является признание непрерывности растительного покрова. Это определяет подходы к решению таких задач, как инфраценотическая структура, ординация, классификация растительных сообществ и геоботаническая индикация. Системный подход не является основной чертой современной фитоценологии, так как это область экологии. Современное состояние науки о растительных сообществах определяют тенденции консолидации разных национальных геоботанических школ и широкое внедрение математической статистики. Главной задачей развития количественных исследований является оптимизация методов в зависимости от целей.

В этой статье автор поставил задачей рассмотреть некоторые черты современной фитоценологии, причем в какой-то мере умышленно односторонне и субъективно с той точки зрения, которая представляется ему правильной, так как «отсутствие временной дистанции усложняет оценочную работу» (Трасс, 1976, с. 84).

Избранный круг вопросов рассмотрен довольно конспективно и с большими ограничениями при выборе цитированных источников. Подробное обсуждение состояния современной фитоценологии — задача целой монографии.

1. О трех «макропериодах» в развитии фитоценологии

Любая наука в каждый период своего развития имеет особенности, обусловленные целым комплексом исторических причин. Это дает основание для периодизации наук. В развитии фитоценологии Х. Х. Трасс (1976), к примеру, различает 6 этапов, датируя начало последнего, современного синтетического периода началом 60-х годов. Эти «микропериоды» Трасса можно объединить в 3 «макропериода», каждый из которых имел свою генеральную концепцию. При этом разделение истории геоботаники будет выглядеть следующим образом.

I. Предыстория — до 1910 г. Для этого периода характерно «полуавтономное» положение фитоценологии в цикле наук о флоре и растительности. Период завершается Брюссельским конгрессом, когда получает определение основная классификационная единица — растительная ассоциация.

II. История — 1910—1957 гг. Период организменных аналогий и организменной инерции, когда сообщество (явно или неявно) уподобля-

[1] *От редакции.* Статья Б. М. Миркина печатается в порядке дискуссии. Даже сам автор отмечает, что она составлена «умышленно односторонне и субъективно». Б. М. Миркин в статье исходит из идеи непрерывности растительного покрова (идеи континуума) и примата внешних условий в организации фитоценозов, отвергая без доказательства как «устаревшие» другие теории. Редакция сочла возможной публикацию данной статьи ввиду несомненной важности обсуждения рассматриваемых в ней вопросов фитоценологии.

1 © Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1977

лось организму, а его тип — виду. Растительность трактуется как совокупность дискретных единиц. Период завершается появлением работ представителей висконсинской школы (Curtis, 1959), доказавших реальную возможность выполнять исследование растительности, опираясь на концепцию непрерывности.

III. Современная фитоценология. Период ликвидации организменных аналогий и широкого распространения идей непрерывности, которые стали методологической основой для разработки принципов и методов фитоценологического исследования.

Понятно, что эти 3 периода разграничены весьма условно, так как зарождение, достижение апогея и умирание генеральной концепции продолжаются достаточно долго и новая концепция зарождается в недрах предваряющего ее развитие периода. Фитоценологические идеи второго периода, к примеру, наметились уже в работах Поста (Post, 1871, цит. по: Трасс, 1976), а идея непрерывности была сформулирована Л. Г. Раменским в 1910 г. на XII съезде естествоиспытателей и врачей. Однако новое в момент зарождения либо встречает яростное противодействие старого, либо игнорируется. Поэтому границы периодов логичнее всего проводить там, где новая и старая концепции, пересекаясь, достигают одного уровня. Это, естественно, делает период исторически неоднородным и позволяет выделять внутри него подпериоды.

2. Основные тенденции современной фитоценологии

В цитированной работе Х. Х. Трасс считает основной тенденцией современной фитоценологии широкое распространение системного подхода, а системность — главной особенностью фитоценологии как раздела науки о земле — геономии. Такая постановка вопроса может быть оспорена, так как фитоценоз как основной объект фитоценологии является лишь подсистемой биогеоценоза (экосистемы) и при построении объясняющих работу фитоценоза моделей невозможно оторвать его от условий среды. Если системность является ведущей тенденцией поисков современных фитоценологов, то она переводит их уже в рамки следующей науки, дочерней по отношению к фитоценологии, — биогеоценологии или экологии в широком понимании, которое ныне повсеместно распространено и зафиксировано фундаментальными трудами Одума (1975). Никому не кажется странным, что геоботаник, занимающийся флористикой или географией растений, становится на это время флористом или ботанико-географом, но почему геоботаник, занятый экологическим исследованием, не должен быть квалифицирован как эколог, а разделы геоботаники, переросшие рамки своей науки, не следует рассматривать как главы экологии?

Строить систему фитоценоза в отрыве от среды невозможно. Элементы системного подхода (анализ разнообразия, сложности, эмергентности и т. п.) применимы к фитоценозу, но системность не может стать основной тенденцией развития фитоценологии, если признать, что учение о растительных сообществах еще сохраняется как самостоятельная наука и не полностью ассимилировано экологией.

Отпочковывание части традиционных разделов фитоценологии и их включение в экологию — первая тенденция современной фитоценологии, поэтому объем науки о растительных сообществах все более и более сужается. Фитоценология переходит в разряд наук скорее аналитических, чем синтетических. Ей вменяется в обязанность давать объективную и разностороннюю информацию о фитоценозах для ее последующего привлечения к решению комплексных задач экологического характера. Сужение объема фитоценологии неизбежно будет сопровождаться углублением ее принципов и совершенствованием методов. Такое узкое понимание фитоценологии уже выкристаллизовывается в литературе (например, в обзоре состояния экологии — McIntosh, 1974). Макин-

тош считает фитоценологию преимущественно описательной наукой, использующей количественные подходы для сбора и обработки исходных данных.

Вполне очевидно, что границы экологии и фитоценологии всегда будут размытыми и фитоценолог не сможет обойтись без какого-то минимума информации о среде; однако с того момента когда среда и фитоценоз объединяются в систему и анализируются как целое, нужно говорить уже об объекте экологического исследования.

Если первая тенденция современной фитоценологии — сужение ее объема и перемещение части разделов в область экологии, то вторая — консолидация разных геоботанических направлений и постепенная ликвидация национальных школ путем выработки единых принципов и методов. Первым проявлением этой тенденции был ряд сводок, в которых на равных основаниях рассматривались, критически сопоставлялись и оценивались принципы и методы разных геоботанических школ (Whittaker, 1962; Александрова, 1969; Василевич, 1969; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; McIntosh, 1974; Трасс, 1976). Высшим достижением этого взаимообмена информацией было издание «Руководства по изучению растительности» (Handbook of vegetation science; особенно тома 5 (1973) и 8 (1974)).

Выработка единых принципов и методов является следствием широкого распространения объективных методов исследования, при использовании которых геоботаники получают одни и те же результаты вне зависимости от исходной теоретической посылки. Консолидация в этой области в настоящее время не является полной, и у англоязычных и европейских фитоценологов еще имеются различия в подходах. Есть своя специфика и у отечественной фитоценологии. Однако линии развития разных школ конвергируют и с каждым годом в работах геоботаников разных направлений будет все больше общего.

Ниже мы рассмотрим состояние традиционных аспектов фитоценологии на современном этапе — морфологическая структура фитоценоза, классификация растительности и ее связь со средой; перед этими очерками мы дадим краткий обзор состояния проблемы о природе растительного сообщества. Вопросы динамики и климакса, в равной степени фитоценологические и экологические, столь обширны, что должны стать предметом специального рассмотрения. При обсуждении этих вопросов мы старались (как уже отмечалось, не без неизбежной доли субъективной прогностики) рассматривать именно те концепции, которые выкристаллизовываются в результате конвергенции разных направлений.

3. О природе фитоценоза

Основной объект фитоценологии — фитоценоз — в настоящее время понимается в разных школах более или менее единообразно как совокупность взаимодействующих популяций в пределах участка территории. Участок территории обладает набором экологических факторов, объединенных понятием экотоп. Основной вопрос фитоценологии: что более важно в организации фитоценоза — взаимовлияния растений или экотоп — оживленно дискутировался уже с конца прошлого столетия, причем оппоненты были представлены в разных геоботанических школах. На эуфитоценотической (т. е. признающей примат взаимного влияния растений) точке зрения в России стоял С. И. Коржинский, а в скандинавской геоботанике — Г. Самуэльсон. Их оппонентами были в России А. И. Бекетов, Г. И. Танфильев и в Скандинавии Т. Фриз (см. Trass, Malmer, 1973; Дохман, 1974), представлявшие вторую точку зрения, которую можно назвать эколого-фитоценотической. В разных классах растительных сообществ соотношение внутренних и внешних факторов не может быть одинаково (оно закономерно убывает от сообществ с мощными эдификато-

рами, подобными ели и сфагновому мху, к травяным сообществам лугов и степей без сильно выраженных эдификаторов), однако примат внешних условий в большинстве случаев теперь уже неоспорим. Именно экотопы являются элементами «скелета» растительности, матрицами, которые «печатают» разнообразные комбинации видов. При двух одинаковых экотопах за одно и то же время при наличии необходимого набора зачатков возникнут идентичные сообщества.

Но поскольку полное повторение экотопов как налагающихся точек в гиперпространстве с неограниченно большим числом осей, соответствующих единичным факторам, невозможно, исключено и повторение идентичных фитоценозов. Каждый фитоценоз индивидуален, а поскольку изменения градиентов среды постепенны, растительности присуща непрерывность. В настоящее время, видимо, уже нет последовательных сторонников дискретности, хотя значительная часть ученых считают возможным игнорировать факт непрерывности и за счет типического отбора и устранения переходов между теми состояниями растительности, которые приняты за типичные, преобразовывать непрерывный объект в дискретный.

Основанием подобной операции служит признание диалектического единства непрерывности и дискретности (Александрова, 1969). Опыт показывает, что наряду с более или менее уникальными по своему составу переходами (экотонами) в растительности нередки достаточно стабильные и повторяющиеся наборы видов. Это соотношение повторяющихся, т. е. соответствующих свойству дискретности, и неповторяющихся, соответствующих свойству непрерывности, сочетаний видов неодинаково в разной растительности. Лидер американской школы картографии растительности Кюхлер (Küchler, 1973), обсуждая вопрос о принципах проведения границ между растительными совокупностями при картографировании, справедливо отметил, что, кроме «чистого» континуума, когда изменения растительности по пространственному градиенту равномерны, нередки устойчивые типы, связанные переходами, т. е. участки, где растительность вдоль градиента среды меняется более или менее неравномерно.

При ординационных исследованиях это соотношение дискретности и непрерывности не играет роли, но при классификации успех дела во многом зависит именно от того, насколько наряду с переливающимися бесконечными вариациями растительности ей присущи относительно стабильные и повторяющиеся состояния. Этот коренной вопрос фитоценологии пока еще не решен, и остаются до конца неясными теоретические и методические посылки анализа уровня дискретности в контуре растительности. В чисто теоретическом плане можно считать уровень дискретности функцией трех аргументов: 1) повторяемости экотопов, 2) эдификаторных возможностей доминантов, 3) видового разнообразия доминантов. Уровень дискретности тем выше, чем чаще повторяемость экотопов (разумеется относительная), сильнее эдификаторный эффект доминантов и ниже их видовое разнообразие.

По этой причине наиболее дискретны бореальные леса, а наименее — луга, степи, пустыни и тропические леса. В последнем случае мы имеем дело с достаточно сильными средообразователями для нивелирования мелких вариаций среды, но их число столь велико, что континуум может стать следствием даже чисто стохастических процессов, облегченных сближенностью экологических ниш видов.

Понимание растительности как явления стохастического, непрерывного и дискретного в одно и то же время, при разном соотношении этих свойств в разных типах растительности, во многом определяет подход к решению задач ординации, классификации и геоботанической индикации. Все эти методы систематизации геоботанических данных и выявления зависимости растительности от условий среды могут быть реализованы только на статистической основе. Тип фитоценоза может быть трактован лишь как абстрактное понятие, охарактеризованное по средним признакам и варьирующее при его конкретном проявлении в природе. Орди-

нация может быть выполнена лишь при многократном учете состояния растительности в каждом классе избранных градиентов. Оценка среды по растительности возможна лишь на вероятностной основе и при явно ограниченном числе оценочных классов.

4. Пространственная структура фитоценозов (синморфология)

Признание континуума заставляет по-новому взглянуть и на элементы пространственной структуры фитоценоза. Ярусность не следует считать обязательным элементом фитоценоза, ее проявление — частный случай, наиболее отчетливо наблюдаемый в бореальных лесах. В сообществах травяной растительности или в лесах тропической полосы в вертикальном распределении фитомассы наблюдается непрерывность и потому там могут быть лишь условно выделены слои, а не дискретные ярусы. Против отождествления четкой ярусности бореального леса и размытого распределения фитомассы лугового сообщества, где, кроме того, дифференциация видов по высоте проявляется в сравнительно короткий отрезок вегетационного сезона, последовательно выступает Т. А. Работнов (1974).

Аналогично положение с элементами горизонтальной структуры — микрогруппировками, которые П. Д. Ярошенко (1961) и многие другие считали чуть ли не обязательным признаком фитоценозов, причем различение микрогруппировок выполнялось им и его учениками на глаз. Сегодня визуальное различение микрогруппировок встречает серьезную критику (Василевич, 1972) и для выделения узоров распределения видов и типизации их сочетаний создан достаточно мощный математический аппарат (см. обзоры: Василевич, 1969, 1972; Миркин, Розенберг, 1976, 1977), однако в этом плане в большинстве случаев не получено сколько-нибудь значительных результатов. Типически повторяющиеся микрогруппировки — большая редкость.

В. И. Василевич (1969) вслед за Л. Г. Раменским (1938) различает три формы пространственного варьирования растительности и выражает их отношения уравнением-моделью

$$\sigma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_C^2,$$

где σ_A^2, σ_B^2, σ_C^2 — соответственно вклад в варьирование растительности (σ^2) вариаций среды, фитоценотических эффектов и шумов (неучтенных условий). Кершоу (Kershaw, 1974) предлагает, кроме того, говорить о морфологическом узоре, т. е. той пространственной неоднородности, которая обусловлена морфологией (и биологией) видов. Если ввести в уравнение Василевича еще σ_D^2 как отражение морфологических узоров и, кроме того, согласно принципам дисперсионного анализа, указать возможные пути взаимодействия факторов, уравнение примет несколько более сложный вид

$$\sigma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{AB} + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{BD}^2 + \sigma_{ABD}^2.$$

Все дисперсии взаимодействия σ_{AB}^2, σ_{BD}^2 и т. д. могут быть объединены в σ_C^2 (шум), соответствующий эпизодической мозаичности по Раменскому.

Влияние факторов среды порождает комплексность растительного покрова (т. е. чередование фрагментов разных фитоценозов), поэтому на долю факторов формирования инфраценотической горизонтальной структуры остаются лишь фитоценотические эффекты, морфологические особенности видов и эффекты взаимодействий.

Если доля σ_B^2 велика, т. е. в сообществе имеется сильный средообразователь (что, кстати, большая редкость для травяных фитоценозов), проявляется свойство дискретности растительности на инфраценотическом уровне, однако и в этом случае дискретность не абсолютна и выявляющиеся микрогруппировки различаются только статистически, т. е. в среднем.

Если же такой сильный средообразователь отсутствует, мозаичность носит характер эпизодической, отражая преобладание непрерывности над дискретностью.

5. Ординация фитоценозов

Было неверным утверждать параллелизм возникновения ординационных подходов и концепции непрерывности. Это положение справедливо только по отношению к русским и американским истокам ординационных методов (Раменский, 1925; Whittaker, 1951; Curtis, 1959). В то же время ординационная по своей логике польская техника дендрита и оптических диаграмм (Kulczyński, 1928 и Motyca, 1947, цит. по: Whittaker, Gauch, 1973) и экологические шкалы Элленберга (Ellenberg, 1948) возникли как классификационный прием. Между классификацией и ординацией различия скорее методологического порядка, чем методического. Любая ординационная схема может быть преобразована в классификационную, если задать какой-то порог для разбиения континуума на части. Классическим примером преобразования ординационной схемы в классификационную является метод сечения корреляционного цилиндра П. В. Терентьева (1959), повторенный «техникой сплетений» (plexus technique) Макинтоша (McIntosh, 1973). Вначале объекты упорядочиваются по связям, а затем по условному порогу минимальных связей вся система разбивается на группы. Аналогично преобразуются в классификационную ординационная схема диаграммы Чекановского и дендрит. Может быть разбита на части схема ординации в осях максимального варьирования или прямого градиентного анализа. Не случайно Трасс (1976) подчеркивает, что в настоящее время положительные перспективы классификации растительности связаны с развитием ординационных подходов.

Современная геоботаника преодолела целый ряд «инерционных отклонений», гипертрофировавших как роль самой ординации, так и отдельных ординационных техник. Три-четыре десятилетия назад проявлялась тенденция противопоставлять ординацию классификации, десять лет назад фитоценология впала в состояние чрезмерного увлечения факторным анализом, который рассматривался как единственно объективный прием упорядочения объектов и противопоставлялся «субъективному» прямому градиентному анализу.

Методы прямой ординации (градиентный анализ) осуждались на том основании, что ось ординации выбрана произвольно. Уиттекер (1973а, б) в своих обзорах отверг все возражения против правомочности методов прямой ординации, показав, что эти подходы просты, наглядны и информативны. Они могут успешно применяться в тех случаях, когда ведущий фактор, взятый в качестве оси, является существенной компонентой варьирования. Установить это можно методом главных компонент с последующей идентификацией одной из осей с этим фактором или дисперсионным анализом. Как ни странно, в США, где ординационные методы особенно популярны, методы градиентного анализа использовались на уровне полуинтуитивных операций. В то же время если выборка репрезентативна, а существенность влияния фактора на распределение вида оценена квадратом корреляционного отношения η^2 или критерием χ^2, дальнейшие операции градиентного анализа можно проводить с использованием необходимых статистических тестов оценки среднего, вариации, формы кривой распределения и т. д.

Методы прямого градиентного анализа с использованием аппарата статистики в последние годы достаточно часто использовались в Уфе (Миркин, 1971, 1974; Миркин и др., 1976; Кашапов и др., 1975; Даважамц и др., 1975), причем здесь возникла не только достаточно логичная техника, но и новая терминология для обозначения результатов ординации по временным (хроноклины) и пространственным (топоклины) градиентам.

Факторный анализ как метод непрямой ординации после стремительного взлета его популярности в 60-х годах в начале 70-х встретил не менее

резкую критику (Василевич, 1972). Его достоинства оспаривались на том основании, что в ряде случаев выделенные оси максимального варьирования не удавалось объяснить конкретными факторами среды и тем самым одно неизвестное заменялось другим.

Уиттекер и Гаух (1973) справедливо указывают, что у каждого из ординационных подходов есть свои «за» и «против», и потому если нельзя рассматривать факторный анализ как панацею от всех бед, то нет необходимости дискриминировать его и отбрасывать как неинформативный. В тех случаях, когда в распределении видов и сообществ интуитивно улавливается ведущий фактор (а геоботаники относятся к числу исследователей с развитой интуицией) и экологический диапазон выборки ограничен (т. е. нелинейность отношений растительности и градиента малозначима), возникает задача и количественной оценки вклада этого фактора. В такой ситуации факторный анализ незаменим, и по крайним видам осей или по крайним описаниям, если ординировались сообщества, нетрудно опознать две-три главных компоненты варьирования. Такие факторы, как увлажнение, засоление, выпас, реакция почвенного раствора, скелетность и т. д., идентифицируются, как правило, легко. Если же идентификация главных компонент оказалась невозможной, значит или в растительности не выражены ведущие факторы и она контролируется слишком большим числом условий среды (при малой нагрузке на первые компоненты), или для фитоценолога указана мишень поисков, так как не удалось с помощью имеющихся данных идентифицировать какой-то сильнодействующий скрытый фактор (оси с большой нагрузкой).

Отсутствие принципиальной разницы между ординацией и классификацией позволяет использовать одни и те же исходные данные для той и другой операций; поэтому вряд ли можно согласиться с Д. Мюллер-Домбуа и Элленбергом (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974), которые считают, что для классификации используются преимущественно качественные, а для ординации — количественные данные. Теперь уже нет единого метода ординации, как еще не выработан и единый метод классификации. Возможны ординация по качественным признакам и классификация на основе количественных критериев оценки роли вида. Все зависит от цели, которую преследует исследователь, и реальной возможности получить исходную информацию с той или иной степенью точности.

6. Классификация фитоценозов

Эта проблема до сих пор остается центральной для современной фитоценологии, хотя ее аспект во многом изменился благодаря сращиванию методов ординации и классификации в одну систему обработки геоботанических данных. До сих пор встречаются утверждения о возможности строить естественную классификацию (Александрова, 1969; Westhoff, van der Maarel, 1973) и о невозможности естественного разбиения растительности на группы (Whittaker, 1973в).

Под естественной классификацией понимается, с одной стороны, разбиение на группы по большому числу признаков, отражающих существенные (энергетико-продукционные) стороны строения и функции фитоценоза, с другой — разбиение на альтернативные классы, когда ситуация равновозможного отнесения одного объекта к двум классам отсутствует. Поскольку фитоценозы — системы крайне низкого уровня целостности, а растительности присущ континуум, более правильной представляется точка зрения Р. Уиттекера. Его оппоненты отражают взгляды второго, организменного, этапа фитоценологии, поскольку именно для организмов возможно строить естественную классификацию. В то же время совершенствование критериев классификации и развитие техники позволяют обеспечить все бóльшую и бóльшую экологичность выделяемых единиц и сводить к минимуму искажения, связанные с наличием экотонов. Поэтому можно сказать, что *классификация стремится к естественности как к некоторому*

пределу. Предел этот наиболее близок к результату классификации в условиях преобладания дискретности над непрерывностью и наиболее далек при преобладании непрерывности над дискретностью.

В вопросах выбора критериев классификации в настоящее время наблюдается устойчивая тенденция к использованию флористических критериев, которые несут сами по себе уже достаточно информации для построения экологической классификации и являются универсальными для всех типов растительности (независимо от устойчивости морфологической структуры в циклах сезонной и разногодичной изменчивости). Даже последовательные сторонники англоязычного доминантного подхода независимо от сигматистов приходят к этому выводу в процессе сравнительных исследований эффективности разных классификационных критериев (Smartt at al., 1974, 1976). После III Всесоюзного совещания по классификации растительности (Ленинград, 1971) усилился интерес к использованию флористических критериев и в нашей стране, что было в значительной степени подготовлено работами З. В. Карамышевой (1967) и В. Д. Александровой (1969). Последовательно выступает за использование качественных критериев классификации сменно-доминантной растительности лугов Т. А. Работнов (1974 и др.). Методы фитоценологических таблиц внедряются в лесоведение (Федорчук, Дыренков, 1975).

Уиттекер (Whittaker, 1973г) считает возможным пользоваться также доминантными критериями классификации, если изучается древесная растительность, однако подчеркивает, что выделяемые единицы нельзя называть ассоциациями, и предлагает понятие «доминантный тип» как низшую ступень иной системы по сравнению с экологической классификацией по флористическим критериям. Следующей единицей ее является «формация» — синтаксон, широко распространенный в отечественной геоботанике. Однако в СССР этот термин, несмотря на рекомендации резолюции III Всесоюзного совещания по классификации растительности, используется именно как ранг экологической классификации.

«Агрессивность» подходов сигматистов, принципы которых постепенно охватывают фитоценологию в мировом масштабе, не означает необходимости слепого следования всем канонам ортодоксальных последователей Браун-Бланке, методология которых исходит из организменных аналогий. В последние годы критике подвергается сама концепция характерных видов, на смену которым приходят принципы эколого-социологических групп и многосторонней дифференциации фитоценозов, что нашло наиболее яркое выражение в работах Юрко (Jurko, 1973).

Вполне очевидно, что главное в учении Браун-Бланке сегодня это уже не характерные виды, а альтернативный критерий присутствия и отсутствия видов. Заслугой сигматистов является разработка блестящей логической схемы обработки фитоценологических таблиц, которая, как будет показано ниже, может лечь в основу наиболее перспективных приемов математизации обработки геоботанических данных. Нельзя не отметить также пользы введенных сигматистами норм публикации новых синтаксонов с показом в форме таблиц их флористического состава и связи с соседними единицами. Естественно, что у сигматизма немало сложностей в решении проблемы классификации. Однако в целом уровень классификационных построений сигматистов должен быть оценен как весьма высокий и изучение их опыта даст несомненную пользу советской геоботанике.

Пятнадцать лет назад Уиттекер (1962), резюмируя свой блестящий обзор состояния проблемы классификации в геоботанических школах мира, писал о том, что эта проблема ближе к искусству, чем к науке. Спустя 10 лет он же (Whittaker, 1973в) говорил о некотором прогрессе проблемы классификации, однако подчеркивал, что, несмотря на радужные надежды успехов классификации с использованием математических подходов, наиболее удачными оказались классификации в школах сигма-

тистов, которые не используют математического аппарата, а исходят из глубоких экологических и биологических посылок.

Эти две оценки выдающегося фитоценолога второй половины нашего столетия служат иллюстрацией тенденции «топтания на месте» математических методов классификации. С чем связано это безотрадное явление? Причиной подобного положения является распространение в геоботанике ставших своего рода эталонными и кочующими из одной сводки в другую математических методов монотетической классификации Гудола (Goodall, 1953) и Виллиамса и Ламберта (Williams, Lambert, 1959, 1960). Эти методы, как ни парадоксально, также отражают организменную инерцию, так как исходят из посылки, что конкретное сообщество может обладать признаками целого типа. Классификация фитоценозов должна строиться по логике метода фитоценологических таблиц (Ellenberg, 1956) по политетическому принципу и с обязательным совмещением элементов дедукции и индукции. При обработке сводных списков вначале индуктивно выделяются группы видов, а затем по их соотношению дедуктивно разделяются описания на типы. Именно в математическом моделировании и формализации этой последовательности можно ожидать прогресса. Попытки реализовать этот подход имеются как за рубежом (Spatz, Siegmund, 1973), так и в нашей стране (Миркин, 1974; Кашапов и др., 1975).

7. Геоботаническая индикация

Несмотря на то что именно среда является «цементирующим раствором» растительности, работы по индикации в последние годы в геоботанике утрачивают популярность. 10—15 лет назад представления об уровне связи растительности и среды все еще соответствовали второму этапу развития геоботаники. Глубокие по теоретическим посылкам индикационные подходы (Викторов и др., 1962) не сопровождались привлечением сколько-нибудь основательного статистического аппарата, и поэтому результаты выглядели излишне оптимистическими. Василевич (1972), оценивая возможности геоботанической индикации, пишет, что эффективность этого подхода ограничена вследствие широких экологических амплитуд большинства видов. Предлагаемые в последние годы зарубежные методики (Jeglum, 1971) годятся только для оценки сравнительно крупных градаций среды и очень сильных факторов, роль которых в варьировании растительности приближается к 50%.

Признавая ограниченность возможностей геоботанической индикации, но обладая разработанными статистическими подходами, мы не должны прекращать поиск методов оценки среды по растительности. Ценность распознаваемых по растительности градаций прежде всего в том, что она градуирует факторы среды в своей, естественной шкале. Оценочные классы среды могут быть хорошей основой планирования целенаправленного воздействия человека на растительность (например при использовании засоленных почв). Особенно перспективно развитие геоботанической индикации для условий аридной полосы, где связи растительности и среды более тесные (Викторов, 1974).

Возможности оценки среды по растительности с использованием экологических шкал также ограничены. Используемые за рубежом шкалы (Ellenberg, 1948; Hundt, 1964) имеют крупные градации. Необходимость резкого сокращения числа ступеней в шкалах Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) хорошо обосновал Ю. И. Самойлов (1973).

Основой оценки среды по растительности должны быть подходы теории «распознавания образов» (Розенберг, 1975, 1976; Миркин и др., 1976). Они могут быть весьма разнообразными по технической реализации и легко позволяют проводить оптимизацию всех параметров исследования — числа индикаторных признаков, длины обучающей последовательности (т. е. количество априорной информации об условиях среды), зависимости

вероятности правильной оценки от числа распознаваемых по растительности градаций среды. Развитые работами С. В. Викторова и его школы теоретические подходы позволяют осуществлять качественный анализ связи растительности и среды разных объектов, на основе которого может быть спланировано точное исследование уровня этой связи и определен возможный выход геоботанической индикации в практику.

Вопросом, тесно примыкающим к геоботанической индикации (составляющей, как и проблема классификации, отрасль «дискретной геоботаники» со всеми вытекающими отсюда противоречиями), является соотношение единиц геоботанической и почвенной классификации и совпадение границ контуров геоботанических и почвенных карт. В целом рисунок растительности и почвенного покрова не может не совпадать, так как и тот и другой элементы обусловлены некоторыми третьими факторами — рельефом, климатом и т. д. В то же время в работах последних лет все более четко ставится вопрос о различиях масштабов разбиения непрерывностей растительности и почвенного покрова и возможностях (в этом отношении) серьезных расхождений карт растительности и почв. Последовательно против принципа совпадения границ выступает Кюхлер (Küchler, 1973). Яркое обоснование этой же точки зрения приводит в своей монографии Д. Л. Арманд (1975). Как это ни парадоксально, но ключом к решению проблемы соотношения контуров геоботанических и почвенных карт и соответственно единиц почвенной классификации и классификации фитоценозов, не является комплексное почвенно-геоботаническое обследование. Геоботаник и почвовед, совместно работая в поле, не могут не влиять друг на друга (особенно, если учесть непрерывность того и другого объектов и сложность объективной дефиниции типов почв и сообществ в поле). Принцип проведения границ почвенных контуров по растительности хорош для комплексных ландшафтных карт, где связи растительности и почв усреднены по наиболее вероятным их совпадениям. Анализ уровня связи почв и растительности по результатам картографирования возможен лишь в том случае, если геоботаник и почвовед, составляя карты, взаимно игнорируют почвы и растительность. Практическая ценность таких карт в момент составления будет, быть может, даже ниже, чем привычных ландшафтных карт с «подтянутыми» друг к другу контурами и классификациями. Однако такие карты интересны для теории, они могут обогатить наши знания об уровне взаимообусловленности элементов ландшафта и затем опосредствованно обогатить также содержание самих ландшафтных карт.

8. Статистические методы в фитоценологии (вместо заключения)

Фитоценоз — это многомерная стохастическая система в понимании Т. Э-А. Фрея (1970) (точнее, это часть многомерной стохастической системы биогеоценоза, так как в отрыве от среды он лишен возможности осуществлять систему передачи информации по каналам обратных связей), поэтому его изучение проводится, как правило, с использованием аппарата статистики. В СССР составлены два полных обзора состояния этого класса методов (Василевич, 1969, 1972) и написаны десятки статей. Еще обширнее зарубежная литература о количественных методах, хотя сводки В. И. Василевича достаточно полно и объективно охватывают состояние этих методов на мировом уровне.

Последние годы тенденцией развития количественных методов в геоботанике было усложнение аппарата благодаря приходу в фитоценологию профессиональных математиков и широкому использованию «вездесущих» (McIntosh, 1974) компьютеров. С астрономической быстротой росло число новых методов, причем здесь для нова-

торства была «золотая целина»; изменением свойств алгоритмов или последовательности их применения можно получить бесчисленное количество новых техник изучения мозаичности, межвидовых сопряженностей, классификации, ординации и т. д. Сегодня геоботаник смотрит на эту лавину методов уже с опасением и недоверием и ставит задачу оптимизации аппарата количественного фитоценологического исследования, сравнительного анализа разных методов применительно к разным целям. Проявлением этой тенденции являются работы группы английских фитоценологов (Smartt at al., 1974, 1976); сравнением классификационных техник занимались и другие исследователи (Groenewoud, 1965; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974). Анализ разных ординационных техник был выполнен Уиттекером и Гаухом (Whittaker, Gauch, 1973).

Задачей количественной геоботаники является составление своеобразных оптимизационных решеток — двумерных матриц, по строкам которых расположены цели, а по столбцам — методы. Учитывая обилие созданных методов, быть может, даже полезно временно отказаться от разработки новых, до тех пор пока не будут сопоставлены и критически оценены все созданные ранее методы обработки. Разумеется, не следует совсем останавливать процесс создания новых методов, но совершенно необходимо переключить часть финансовых и человеческих ресурсов на решение оптимизационных задач оценки достижений количественной фитоценологии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Арманд Д. Л. (1975). Наука о ландшафте. — Висплевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники, Ботаника, 1. — Викторов С. В. (1974). Использование растительных индикаторов при поисках подземных вод и оценке почвы в аридных условиях. — Викторов С. В., Е. А. Востокова, Л. Д. Вышивкин. (1962). Введение в индикационную геоботанику. — Даважамц Ц., Б. Дашням, Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин. (1975). Опыт сравнительного анализа топоклинов растительности степей и пустынь Центральной Монголии. В кн.: Количественные методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Дохман Г. И. (1974). История геоботаники в России. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке Бот. ж., 52, 8. — Кашапов Р. Ш., С. В. Максимович, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Х. Тулгаа, Д. Цаганмаам. (1971). Растительность поймы среднего течения реки Керулен. Бот. ж., 56, 12. — Кашапов Р. Ш., Н. Манибазар, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Л. Г. Наумова. (1972). Растительность поймы реки Онгийн-Гол (Монгольская Народная Республика). Бот. ж., 57, 12. — Кашапов Р. Ш., Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина. (1975). Степи Тэвшрулэха. В кн.: Количественные методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Миркин Б. М. (1971). Статистический анализ экоклинов. Бот. ж., 56, 12. — Миркин Б. М. (1974). Закономерности развития растительности речных пойм. — Миркин Б. М., Д. Н. Карпов, О. М. Максимова. (1976). Оценка среды по растительности с использованием групповых индексов. Бот. ж., 61, 12. — Миркин Б. М., Р. Г. Минибаев, Т. В. Попова, Ф. М. Ханов. (1976). Итоги количественных исследований растительности в Уфе. В кн.: Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. (1976). Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. I. Популяционный уровень. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 12. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. (1977). Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. II. Ценотический уровень. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 2. — Одум Ю. (1975). Основы экологии. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-ботаническое обследование земель. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Розенберг Г. С. (1975). К методике использования теории распознавания образов в фитоиндикационных исследованиях. В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа. — Розенберг Г. С. (1976). Некоторые вопросы оптимизации процесса распознавания условий среды по растительности. В кн.: Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа. — Самойлов Ю. И. (1973). Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа. Бот. ж., 58, 5. — Терентьев П. В. (1959). Метод

корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Трасс Х. Х. (1976). Геоботаника. История и современные тенденции развития. — Федорчук В. Н., С. А. Дыренков. (1975). Выделение и распознавание типов леса. — Фрей Т. Э.-А. (1970). Фитоценоз как многомерная стохастическая система. Тр. МОИП, 38. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. — Curtis J. T. (1959). The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. — Ellenberg H. (1948). Unkrautgesellschaften als Mass für den Säuregard, die Verdichtung und andere Eigenschaften des Ackerbodens. Ber. Landtech., 4, 1 — Goodal D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. 1. The use of positive interspecific association. Aust. J. Bot., 1, 1 — Groenewoud H. (1965). Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometric and other methods. Ber. geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich, 36. — Hundt R. (1964). Vegetationskündliche Verfaren Zur Bestimmung der Wasserstufen im Grünland. Zeitschr. Landescultur, 5, 2. — Jeglum J. K. (1971). Plant indicators of pH and Water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. Canad. J. Bot., 49, 9. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia (Pracha), 45. — Kershaw K. A. (1974). Quantitative and dynamic plant ecology. Ed. 2. — Küchler A. W. (1973). Problems in classifying and mapping vegetation for ecological regionalisation. Ecology, 54, 3. — McIntosh R. P. (1973). Matrix and plexus techniques. In: Handbook of vegetation science, 5. — McIntosh R. P. (1974). Plant ecology (1947—1972). Ann. Mo. Bot. Gard., 61. — Mueller-Dombois D., H. Ellenberg. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. — Smartt P. F. M., S. E. Meacock, J. M. Lambert. (1974). Investigations into the properties of quantitative vegetational data. 1. Pilot study. J. Ecol., 62, 3. — Smartt P. F. M., S. E. Meacock, J. M. Lambert. (1976). Investigations into the properties of quantitative vegetational data. 2. Further data type comparisons. J. Ecol., 64, 1. — Spaztz G., J. Siegmund. (1973). Eine Methode zur tabellarischen Ordination, Klassification und ökologischen Auswertung pflanzensoziologischen Bestandaufnahmen durch den Computer. Vegetatio, 28. — Trass H. H., N. Malmer. (1973). North european approaches to classifications. In: Handbook of vegetation science, 5. — Westhoff V., van der E. Maarel. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science, 5. — Whittaker R. H. (1951). A criticism of the plant association and climatic climax concepts. Northwest. Sci., 25, 1. — Whittaker R. H. (1962). Classification of natural communities. Bot. Rev., 28, 1. — Whittaker R. H. (1973а). Direct gradient analysis: techniques. In: Handbook of vegetation science, 5. — Whittaker R. H. (1973б). Direct gradient analysis: results. In: Handbook of vegetation science, 5. — Whittaker R. H. (1973в). Approaches to classifying vegetation. In: Handbook of vegetation science, 5. — Whittaker R. H. (1973г). Dominants types. In: Handbook of vegetation science, 5. — Whittaker R. H., H. G. Gauch. (1973). Evaluation of ordination techniques. In: Handbook of vegetation science, 5. — Williams W. T., J. M. Lambert. (1959). Multivariate methods in plant ecology. 1. Association-analysis in plant communities. J. Ecol., 47, 1. — Williams W. T., J. M. Lambert. (1960). Multivariate methods in plant ecology. 2. The use of an electronic digital computer for association analysis. J. Ecol., 48, 3.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 19 X 1976.

SUMMARY

The methodology of modern phytocoenology is the recognition of the continuity of vegetative cover. This determins the approaches to solving such problems as infracoenotic structure, ordination, classification of plant communities and geobotanical indication. Systemic approach is not the main feature of modern phytocoenology, for it is the scope of ecology. The modern state of the science of plant communities is determined by the trends towards consolidation of different national geobotanical schools and the wide introduction of mathematical statistics. The major task of the development of quantitative studies is the optimization of methods corresponding to particular purposes.

УДК 582.26 : 581.526.53 (57)

Л. Н. Новичкова-Иванова

ПОЧВЕННЫЕ И АЭРОФИЛЬНЫЕ ВОДОРОСЛИ ПУСТЫНЬ ДЖУНГАРСКОЙ И ЗААЛТАЙСКОЙ ГОБИ

L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. TERRESTRIAL ALGAE OF DESERTS OF DZUNGARIA AND TRANSALTAI GOBI

Впервые проведено изучение водорослей в пустыне Гоби. На такыровидных и серо-бурых гипсоносных почвах каменистых пустынь Центральной Азии (Джунгарская и Заалтайская Гоби) выявлено 67 видов, разновидностей и форм водорослей: синезеленых — 34, зеленых — 24, желтозеленых — 2, диатомовых — 7. Для аггломераций, синузий и ценозов водорослей Гоби характерны бедный видовой состав и низкое обилие. Доминируют синезеленые водоросли из порядка *Oscillatoriales*. Характерной чертой альгогруппировок центральноазиатских пустынь является субдоминирование зеленых водорослей. В экстрааридных галечниково-щебнистых пустынях Заалтайской Гоби примитивные альгогруппировки (аггломерации) образованы одноклеточными синезелеными (*Chroococcales*) и зелеными (*Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Chaetophorales*) водорослями. В альгосинузиях и альгоценозах Джунгарской Гоби наряду с другими элементами флоры существенную роль играют виды из семейства *Schizotrichaceae*, в связи с чем их можно рассматривать как переходное звено от среднеазиатских к центральноазиатским альгоценозам.

У подножия Монгольского и Гобийского Алтая, к югу от 46° с. ш., в пределах Гоби растительные сообщества пустынных степей и остепненных пустынь сменяются настоящими пустынями с господством полукустарничков и кустарничков. Гоби относится к центральноазиатским пустыням (Лавренко, 1962, 1965) и существенным образом отличается от среднеазиатских — она приподнята над уровнем моря более чем на 1000 м (самая низкая отметка 532 м), господствующее положение в ней занимают глинистые и каменистые пустыни (рис. 1). В Африке последние носят название «серира». Это каменисто-щебнистые или каменисто-галечниковые пустыни, занимающие равнины (подгорные равнины, низкогорья); они отличаются от гамад, которые связаны с пустынными плато, сложенными горизонтально залегающими слоями коренных пород. В понимании термина «гамады» нет единства. Одни исследователи трактуют их широко (Попов, 1925; Ковда, 1959; Синицын, 1959), другие четко ограничивают их пустынями, формирующимися на плато, где на поверхность выходят подстилающие кристаллические породы (Holmes, 1944; Капо-Рей, 1958; Stamp, 1961; Лавренко, 1962). Климат Гоби экстрааридный, резко континентальный, осадки в центральной области пустыни составляют не более 100 мм; бóльшая часть Заалтайской Гоби получает за год от 50 до 30 мм осадков. Характерны летнее выпадение осадков в виде ливней, сильные ветры и крайне низкая относительная влажность воздуха (не более 10%). Почвы гобийских пустынь изучены очень мало. Из-за крайне изреженной растительности на больших площадях почвенный покров отсутствует. Почвы относятся к серо-бурым пустынным, они каменистые, суглинистые, супесчаные, засоленные и гипсоносные (Полынов, Лисовский, 1930; Беспалов, 1951; Герасимов, Лавренко, 1952; Лобова, 1956).

В пределах Гоби прослежена смена типов почв и предложена схема смен почвенно-растительных зональных типов, а также выявлено влияние



Рис. 1. Типичный ландшафт Заалтайской Гоби. Фот. В. И. Грубова.

петрографического состава на растительность (Евстифеев, Рачковская, 1976; Волкова, 1976). В южной части Гоби выделены 2 типа почв: серо-бурые почвы пустынь, характеризующиеся невысокой карбонатностью и низким содержанием гипса, и серо-бурые почвы экстрааридных пустынь, в которых максимум карбонатов, гипса и легкорастворимых солей приходится на верхние горизонты, в связи с чем их относят к солончаковатым или солончаковым почвам.

Растительность исключительно бедна, изреженна. Растения угнетены и находятся на грани своего существования. Растительные сообщества, степень покрытия которых едва достигает 3—9%, скорее являются группировками с несложившимися фитоценотическими взаимоотношениями между растениями. В каменистых экстрааридных пустынях они лучше выражены в сайрах — временных руслах, а на обширных плакорах встречаются единичные растения или чаще наблюдаются абсолютно безжизненные пространства (Банников и др., 1945; Юнатов, 1950; Лавренко, 1957, 1962, 1965).

В. М. Синицын (1956) на геоботанической схеме в пределах Заалтайской Гоби выделяет пустыни, лишенные растительности. Е. М. Лавренко (1957), описывая растительность гобийских пустынь, также отмечает, что плакоры бэлей (пьедесталы горных хребтов), отдельные участки наклонных подгорных равнин и третичных плато в южной части Заалтайской Гоби представляют «царство мертвых», поскольку совершенно лишены растительности.

До настоящего времени в Джунгарской и Заалтайской Гоби не было проведено ни одного почвенно-микробиологического исследования. Слабое участие растительности в пустынных экосистемах делает изучение почвенных и аэрофильных водорослей особенно желательным, поскольку данные о синузиях и ценозах водорослей представляют особый интерес для ботанической географии центральноазиатских пустынь.

В результате изучения культур водорослей и прямого просмотра образцов поверхностных горизонтов почв выявлена разнообразная флора и установлены основные закономерности распределения альгоценозов в пустыне Гоби (в пределах МНР).[1] Обнаружено 67 таксонов водорослей:

---

[1] Эта статья написана в результате обработки почвенной коллекции, собранной в 1973 г. в совместной Советско-Монгольской экспедиции АН СССР Е. И. Рачковской, которой я выражают свою искреннюю признательность.

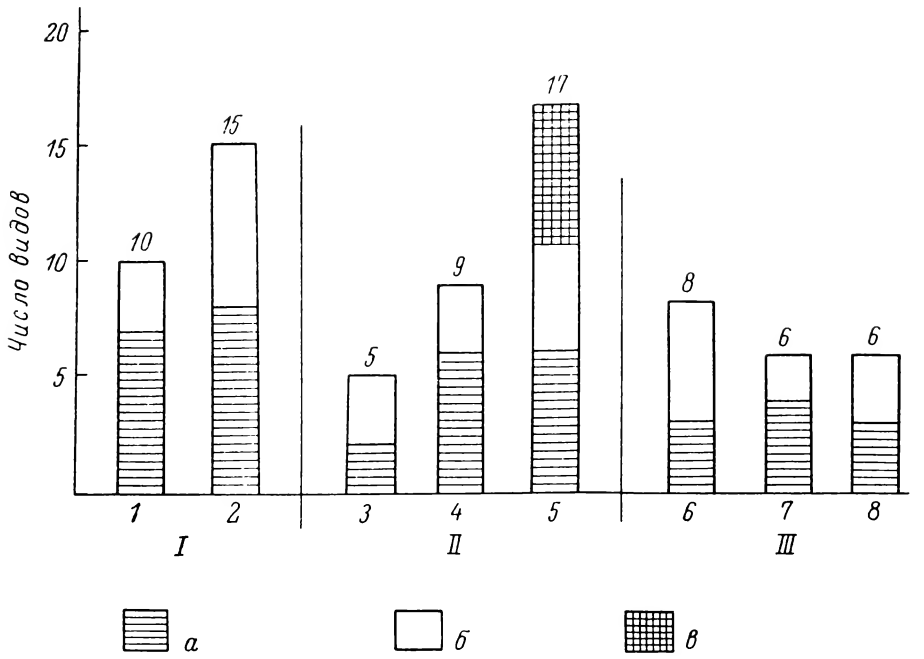


Рис. 2. Соотношение числа видов (по вертикали) водорослей разных систематических отделов на плакорах Джунгарской и Заалтайской Гоби.

I — Джунгарская Гоби. Серо-бурые почвы: *1* — песчаная, *2* — легкосуглинистая высокогипсоносная. *II, III* — Заалтайская Гоби. Такыровидные почвы: *3* — легкосуглинистая, *4* — суглинистая, *5* — тяжелосуглинистая. Серо-бурые почвы галечниково-щебнистых пустынь: *6* — супесчаная высокослабогипсоносная, *7, 8* — супесчаные высокогипсоносные.
а — синезеленые, *б* — зеленые и желтозеленые, *в* — диатомовые водоросли.

Cyanophyta — 34 (51%), *Chlorophyta* — 24 (36%), *Xanthophyta* — 2 (3%) и *Bacillariophyta* — 7 (10%). Распределение видов водорослей в Джунгарской и Заалтайской Гоби иллюстрируют табл. 1—3 и рис. 2.

Материалы этого исследования, хотя и являются до некоторой степени предварительными, позволяют в известной мере дополнить положение, выдвинутое Е. М. Лавренко (1962; с. 98—100), о господствующих, или эдификаторных, и подчиненных синузиях в растительных сообществах равнинных и низкогорных пустынь Сахаро-Гобийской пустынной области. Синузии мхов, лишайников и водорослей, согласно этой классификации, относятся к типу подчиненных. Однако в экстремальных пустынях Центральной Азии, где зональным типом растительности являются кустарничковые и полукустарничковые пустыни, в ряде стаций или геоморфологически отграниченных плакорных участках с суглинистым субстратом, где отсутствуют представители высших растений, ведущее положение занимают водорослевые сообщества (при условии массового развития водорослей, несмотря на непродолжительность их активности). Аналогичное явление наблюдалось при изучении наземных синузий пустынь Туркмении, где водорослевые и лишайниково-водорослевые ценозы господствовали на такырах и такыровидных почвах (Родин, 1954; Новичкова, 1955; Голлербах и др., 1956; Сдобникова, 1958), являясь самостоятельными серийными (инициальными) сообществами. Развивая положение о господствующих и подчиненных синузиях пустынь, Е. М. Лавренко (1962) приводит примеры, из которых очевидно, что синузия полукустарничков (виды *Artemisia* и представители *Chenopodiaceae*) может выступать в ассоциациях саксаульников в роли подчиненной и, напротив, мхи, лишайники и водоросли Турана — в виде самостоятельных сообществ. В Центральной Азии, а также большей части Сахары, пишет он далее, наземные синузии или не выражены или выражены слабо. С этим положением можно согласиться лишь отчасти. Так, при культивировании водорослей из образцов, собранных на плакорах, а также в прорезающих

их сухих руслах в наиболее засушливой части Гоби — в экстрааридных пустынях Заалтайской Гоби — во всех случаях развивались водоросли, т. е. в этих субстратах или грунтах имелось достаточно зачатков (спор, апланоспор, гемиавтоспор, гормоцист, вегетативных клеток и колоний, находящихся в состоянии анабиоза или в пальмеллевидном состоянии). Можно лишь отметить, что наряду с быстрым, активным развитием водорослей были культуры, отличавшиеся замедленным и очень слабым развитием. Таким образом, и в пустынях, вероятно, довольно редки абсолютно стерильные субстраты.

Изучая водоросли на ценотическом уровне, можно выделять: 1) альгосинузии при выраженных эдификаторной и подчиненных синузиях высших растений (это наиболее типичный случай для сообществ умеренных широт); 2) альгоценозы, или самостоятельные сообщества водорослей, при отсутствии высших растений (в полярных арктических и жарких пустынях); 3) альгоаггрегации и альгоагломерации (в смысле аггрегаций и агломераций А. А. Гроссгейма (1929) или синузий I и II ступени Гамса (Gams, 1918)) в отдельных, крайне неблагоприятных местообитаниях или на вновь возникших субстратах, где водоросли, так же как и высшие растения, не слагают еще сформированных синузий или сообществ; здесь регистрируется лишь их присутствие. Термин «альгогруппировка», нередко употребляемый в литературе, является собирательным, он не имеет таксономического значения.

Теперь на конкретном материале рассмотрим состав и строение альгосинузий и альгоценозов гобийских пустынь.

Джунгарская Гоби располагается между восточными отрогами Монгольского Алтая и восточной оконечностью Восточного Тянь-Шаня. Она представляет собой древнюю равнину с волнистоувалистым рельефом, где сочетаются мелкосопочник, галечниково-щебнистые равнины, такыры, солончаки, заросшие и барханные пески (Петров, 1973). Джунгарская Гоби отличается по сравнению с Заалтайской Гоби относительно мягким климатом. Количество осадков здесь колеблется в пределах 97—193 мм. Растительность более разнообразная (Юнатов, 1950; Грубов, 1955, 1959, 1963; Лавренко, 1957).

Водоросли изучались в северо-восточной части Джунгарской Гоби, где господствуют полынно-солянковые пустыни (Грубов, 1955, 1976). Изучены водоросли 2 различных сообществ: 1) полынно-реомюриево-терескеновое (Ceratoides papposa+Reaumuria soongorica+Artemisia frigida) на серо-бурой песчаной почве и 2) участок плакора с прорезающим его небольшим руслом, сложенный серо-бурой легкосуглинистой почвой и лишенный растительности, если не считать редкие, отдельно стоящие экземпляры *Anabasis aphylla* L. (табл. 1).

Представление о структуре синузии водорослей дают не только видовой состав и морфологические особенности, но прежде всего их количественные характеристики. Обилие водорослей определялось глазомерным учетом их развития в жидких и почвенных культурах и в микроскопических препаратах. Количество водорослей постоянно изменяется, однако оно зависит от числа клеток, способных к размножению и присутствующих в исследуемой почве. Анализ различного типа культур, взаимно дополняющих друг друга, позволяет установить обилие водорослей; при этом нами использованы символы отметок обилия по шкале Друде: sol — единично, sp — мало, cop_1 — довольно мало, cop_2 — много, cop_3 — очень много и soc — обильно. В случае неравномерного распределения к основному символу добавляется gr. Известно, что значение культуральных методов особенно велико в систематике водорослей (Штина, 1965), однако при определении фитоценотической роли почвенных водорослей — микроскопических организмов — выяснено, что они, дополняя полевые исследования, являются не менее эффективными и абсолютно необходимыми (Новичкова-Иванова, 1967).

В полынно-реомюриево-терескеновом сообществе водоросли развиваются недостаточно хорошо: из 10 обнаруженных видов только один

ТАБЛИЦА 1

Водоросли пустынь Джунгарской Гоби

Таксоны водорослей	Серо-бурая пустынная почва			
	супесчаная (Ceratoides papposa + Reaumuria soongorica + Artemisia frigida)	легкосуглинистая высокогипсоносная (одиночные экземпляры *Anabasis aphylla*)		
		микроплакор		русло
	равнина	корка	эродированный участок корки	
Cyanophyta				
Chroococcales				
Gloeocapsa minima (Keissl.) Hollerb.	—	—	sol	—
Pleurocapsales				
Xenococcus minimus Geitl.	sp	—	—	—
Pleurocapsa sp.	—	sol	—	—
Stigonematales				
Fischerella [*F. muscicola* (Thur.) Gom.]	—	sp gr	—	—
Nostocales				
Nostoc paludosum Kütz.	—	—	—	cop^3
N. punctiforme Kütz. f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.	sp	—	—	sp gr
Oscillatoriales				
Phormidium cebennense Gom.	—	—	sol	sol
Ph. dimorphum Lemm.	sol	—	—	—
Ph. favosum (Bory) Gom.	—	—	—	sol
Ph. fragile (Menegh.) Gom.	—	sp	—	—
Lyngbya attenuata F. E. Fritsch	sp—cop_1	cop_3	cop_1	—
Schizothrix calcicola (Ag.) Gom.	cop_3	—	—	—
Sch. lardacea (Ces.) Gom.	sol	sp—cop_1	sol	cop_1
Hydrocoleus subcrustaceus Hansg.	sp—cop_1	sol	—	
Plectonema sp.	—	—	—	sol
Chlorophyta				
Chlorococcales				
Neochloris wimmeri (Rabenh.) Archibald et Bold	—	—	sol	—
Bracteacoccus minor (Chod.) Petrova	—	—	—	cop_1
Palmella miniata Leibl.	—	—	sp—cop_1	sol
Muriella sp.	sol	—	—	—
Chlorosarcinales				
Chlorosarcina elegans Gerneck	—	—	cop_3	—
Chlorosarcinopsis aggregata Arce et Bold	—	—	—	sp gr
Spongiococcum tetrasporum Deason emend. Deason	sp	sol	—	—
Borodinella polytetras Miller	sp	—	—	—
Chaetophorales				
Desmococcus vulgaris Brand	—	—	sp	sp—cop_1
Diplosphaera chodatii Bialos.	—	—	sp	sp
Xanthophyta				
Heterococcales				
Pleurochloris lobata Pasch.	—	—	sol	—
Число видов по стациям	—	7	10	11
Всего видов	10	21		

достигает значительного обилия; преобладают синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) и только 3 вида зеленых (*Chlorophyta*) с небольшими отметками обилия. Присутствие таких доминирующих синезеленых водорослей, как *Schizothrix calcicola*, *Hydrocoleus subcrustaceus* и *Lyngbya attenuata*, обеспечивает развитие пленки, поскольку тесно сплетающиеся нити первых 2 видов образуют кожистые дерновинки (табл. 1). Характерна примесь зеленой водоросли *Borodinella polytetras*, которая развивается одной из первых при увлажнении почвы, и *Nostoc punctiforme* f. *populorum*, колонии которого обнаруживаются при более длительном культивировании.

На участке плакора, где представлена легкосуглинистая высокогипсоносная пустынная примитивная почва,[2] растительность на микроплакоре отсутствует, за исключением редких экземпляров *Anabasis aphylla* L. Здесь развивается альгоценоз, состоящий из 21 вида водорослей (табл. 1); в корочке с микроплакора было обнаружено 7 видов водорослей, но пленка здесь была развита несколько слабее, чем на супесчаной почве полынно-реомюриево-терескенового сообщества, так как среди доминантов отсутствовал *Schizothrix calcicola* — один из основных пленкообразователей. Наиболее специфичным видом здесь следует считать представителя синезеленых водорослей из сем. *Stigonemataceae* рода *Fischerella* (*F. muscicola*), образующего дерновинки из стелющихся ветвящихся нитей. На микроплакоре самый напряженный водный режим, поэтому там почти полностью отсутствуют зеленые водоросли (кроме одного, эфемерно появляющегося вида *Spongiococcum tetrasporum*). В эродированном пятне на микроплакоре зеленых водорослей больше: из 10 обнаруженных — 5 видов зеленых водорослей; наиболее интересными и специфичными здесь являются представители примитивных *Chaetophorales* [3] — это водоросли, образующие из групп клеток таллом без ветвей или с характерными короткими ветвями. На дне неглубокого русла с такыровидной поверхностью развиваются слизистые скопления ностоков (*Nostoc paludosum* и *N. punctiforme* f. *populorum*), среди которых вкраплены зеленые талломы 2 хетофоровых водорослей.

Таким образом, альгоценозы Джунгарской Гоби имеют в составе флоры хорошо выраженный комплекс видов синезеленых водорослей из порядка *Oscillatoriales* (*Phormidium*, *Lyngbya*, *Schizothrix*), что сближает их с альгосинузиями среднеазиатских пустынь; от последних они отличаются значительным участием зеленых водорослей, и особенно видов из порядков *Chlorosarcinales* и *Chaetophorales* (рис. 2).

В Заалтайской Гоби, расположенной к югу от Гобийского Алтая изучены альгоценозы южной полосы (в пределах МНР) саксауловых пустынь с участием *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (Лавренко, 1957) на маломощных серо-бурых гипсоносных почвах и такыровидных почвах, располагающихся в депрессиях по окраинам подгорных равнин.

Бэли Заалтайской Гоби характеризуются самой бедной флорой водорослей (табл. 2). Особенно слабо они развиваются на микроплакорах; развитие водорослей здесь настолько слабое, что они образуют лишь примитивные инициальные альгоценозы. В них представлены 2 характерные группы: 1) одноклеточные синезеленые водоросли из порядка *Chroococcales* (*Aphanothece*, *Gloeocapsa*), характерные представители петрофитона; 2) одноклеточные зеленые водоросли из порядка *Chlorococcales* (*Neochloris*, *Dictyococcus*, *Bracteacoccus*), которые не образуют пленок, но могут появляться в виде налетов на гальке, щебне и в виде порошковидных налетов на рыхлых субстратах.

---

[2] Мною используются полевые названия почв Ю. Г. Евстифеева и Е. И. Рачковской; в опубликованной ими работе (1976) признаки, связанные с распределением гипса, в классификационную схему не включаются.

[3] Я придерживаюсь классификации зеленых водорослей, разработанной Бурелли (Bourrelly, 1966), однако порядок *Chaetophorales* понимаю в более узких рамках, а именно без сем. *Chlorosarcinaceae*, которое, вслед за Грувером и Болдом (Groover, Bold, 1969), считаю самостоятельным порядком зеленых водорослей.

ТАБЛИЦА 2

Водоросли экстрааридных гипсоносных галечниково-щебнистых пустынь Заалтайской Гоби

Таксоны водорослей	Серо-бурая высокогипсоносная почва					Серо-бурая высокослабогипсоносная почва	
	растительность на микроплакоре отсутствует					единичные экземпляры *Haloxylon ammodendron*	
	в руслах *Iljinia regelii*		в руслах *Iljinia regelii* + *Haloxylon ammodendron*				
	эродированный участок	корка плакора	корка плакора	эродированный участок	русло	корка плакора	эродированный участок
Cyanophyta							
Chroococcales							
Aphanothece microscopica Näg.	sp	cop_1	—	—	—	—	—
A. saxicola Näg.	sol	—	—	—	—	—	—
Gloeocapsa minima (Keissl.) Hollerb.	—	—	—	—	—	sol	sol
G. turgida (Kütz.) Hollerb. f. *luteola* (Woronich.) Hollerb.	—	—	—	—	—	—	sol
G. minor (Kütz.) Hollerb.	—	—	sol	—	—	—	sol
Nostocales							
Nostoc microscopicum Carm.	—	—	—	—	sp	—	—
Oscillatoriales							
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	—	—	—	—	cop_2	—	—
Ph. cebennense Gom.	—	—	—	sp	—	—	—
Ph. corium (Ag.) Gom.	—	—	—	—	cop_2	—	—
Ph. fragile (Menegh.) Gom.	—	—	—	—	sp	—	—
Ph. paulsenianum B.-Peters.	—	—	—	—	sol	—	—
Ph. ramosum B.-Peters.	—	sol	—	—	—	—	—
Ph. tenuissimum Woronich.	—	—	—	—	sol	—	—
Plectonema battersii Gom.	—	—	—	sp—cop_1	sol	—	—
P. gracillimum (Zopf) Hansg.	sol	—	—	—	—	—	—
Chlorophyta							
Chlorococcales							
Neochloris wimmeri (Rabenh.) Archibald et Bold	—	sp	—	—	—	—	—
Neospongiococcum multinucleatum (Starr) Deason	—	—	—	—	sol	—	—
Dictyococcus sp.	—	—	—	—	sol	sp	sp
Bracteacoccus minor (Chod.) Petrova	—	—	sol	—	—	—	—
Dictyochloris sp.	—	sol—sp	—	—	—	—	—
Chlorosarcinales							
Chlorosarcina brevispina Chantanachat et Bold	—	—	sol	—	—	sol	—
Spongiococcum tetrasporum Deason emend. Deason	—	—	—	sol	—	—	—
Chaetophorales							
Leptosira vischeri Reisigl	—	—	—	—	—	sol	sp
Oedogoniales							
Oedocladium sp.	—	—	—	—	—	sp	—
Xanthophyta							
Heterococcales							
Botrydiopsis eriensis Snow	—	—	—	—	—	sol	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксоны водорослей	Серо-бурая высокогипсоносная почва					Серо-бурая высокослабогипсоносная почва	
	растительность на микроплакоре отсутствует					единичные экземпляры *Haloxylon ammodendron*	
	в руслах *Iljinia regelii*		в руслах *Iljinia regelii* + *Haloxylon ammodendron*				
	эродированный участок	корка плакора	корка плакора	эродированный участок	русло	корка плакора	эродированный участок
Bacillariophyta							
Raphinales							
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	—	—	—	—	sol	—	—
Число видов по стациям	3	4	3	3	10	6	4
Всего видов	6		15			8	
Bryophyta	—	—	—	—	+	—	+

Примечание. Здесь и в табл. 3 знаком «плюс» обозначено развитие в культуре протонемы мха и представителей простейших.

Число видов водорослей в серо-бурых высокогипсоносных почвах не превышает 3—4, отметка обилия их очень мала. Исключением являются водоросли, развивающиеся либо на плакорных участках высокослабогипсоносных почв, либо в руслах (сайрах), где синузии образованы группой нитчатых синезеленых водорослей из порядка *Oscillatoriales*, в основном видами рода *Phormidium* (табл. 2). Особенно интересны здесь 2 вида — одна зеленая водоросль из примитивных представителей сем. *Chaetophoraceae* — *Leptosira vischeri*, не так давно описанная для Альп (Reisigl, 1964), и ветвящаяся нитчатая зеленая водоросль из порядка *Oedogoniales* — *Oedocladium* sp., образующая по 4—6 ооспор на одной нити. Этот род включает в настоящее время лишь 14 видов, бóльшая часть их обитает в почвах таких южных стран, как Индия — в ее пустынных районах и в Гималаях (Biswas, 1936; Randhawa, 1941; Kamat, 1962), Пакистан (Islam, 1962) и Япония (Saito, Yamagishi, 1975). В гипсоносных почвах отсутствуют представители сем. *Chaetophoraceae*, а также совершенно не развиваются диатомовые водоросли. Единственный представитель *Bacillariophyta* (*Hantzschia amphioxys*) был встречен в пробах из сайра, где к тому же обильно развивалась протонема мха (табл. 2).

Состав водорослей на такыровидных почвах Заалтайской Гоби несколько богаче, чем на гипсоносных. В них обнаружено 30 таксонов водорослей (табл. 3). Их флористическое разнообразие тесно связано с механическим составом субстрата и соответственно с его водным режимом: на легкосуглинистых почвах выявлено 5 видов, на суглинистых — 9 и на тяжелосуглинистых — 16. Эти варианты такыровидных почв четко различаются по видовому составу водорослей: на легкосуглинистом варианте доминировали зеленые из порядка *Chlorosarcinales* — скопления пакетов клеток образовывали нежные пленочки; на суглинистом — мелкоклеточный *Schizothrix calcicola* с примесью *Scytonema alatum* f. *tinctum* и *Pleurastrum insigne*; на тяжелосуглинистом — *Oscillatoria formosa* с субдоминантом из одноклеточных зеленых и зеленых, образующих пакеты клеток, а также с обильной фауной почвенных простейших.

В такыровидных почвах на плакорах отсутствовали одноклеточные синезеленые — *Chroococcales*, являющиеся характерным элементом гип-

ТАБЛИЦА 3

Водоросли экстрааридных пустынь Заалтайской Гоби

Таксоны водорослей	Серо-бурая пустынная почва	Такыровидная почва		
	супесчаная	легкосугли-нистая	сугли-нистая	тяжело-сугли-нистая
	растительность на микроплакоре отсутствует	единичные экземпляры *Haloxylon ammodendron*	растительность отсутствует	
Cyanophyta				
Nostocales				
Nostoc calcicola Bréb.	—	cop_3	—	—
N. paludosum Kütz.	—	—	—	sp gr
Scytonema alatum (Berk.) Borzi f. *tinctum* (Al. Braun) Kossinsk.	—	—	$sp—cop_1$	—
Tolypothrix fasciculata Gom.	—	—	—	sp gr
Oscillatoriales				
Oscillatoria formosa Bory	—	—	—	cop_2
Phormidium ambiguum Gom.	—	—	sol	—
Ph. angustissimum W. et G. S. West	—	—	sol	—
Ph. autumnale (Ag.) Gom.	—	—	sol	—
Ph. corium (Ag.) Gom.	—	—	sol	—
Ph. fragile (Menegh.) Gom.	—	—	—	sol
Ph. ramosum B.-Peters.	—	—	—	sol
Schizothrix lardacea (Ces.) Gom.	—	—	cop_2	—
Hydrocoleus terrestris Novitsch.	—	sol	—	—
Plectonema notatum Schmidle	—	—	—	sol
Chlorophyta				
Chlorococcales				
Chlorococcum echinozygotum Starr	—	—	—	sp—cop
Neochloris fusispora Arce et Bold	sol	—	—	—
Neospongiococcum multinucleatum (Starr) Deason	—	—	—	sp
Chlorella vulgaris Beijer.	—	—	—	sol
Chlorosarcinales				
Chlorosarcina stigmatica Deason	—	sp	—	—
Chlorosarcinopsis minor (Gern.) Herndon	—	cop_3	—	—
Spongiococcum sp.	—	—	—	sol
Chaetophorales				
Diplosphaera chodatii Bialos	—	cop_1	—	sp—cop
Hazenia sp.	—	—	$sp—cop_1$	—
Pleurastrum insigne Chod.	—	—	$sp—cop_1$	—
Bacillariophyta				
Raphinales				
Navicula protracta Grun.	—	—	—	sol
N. pupula Kütz.	—	—	—	sol
N. schoenfeldii Hust.	—	—	—	sol
Pinnularia subborealis Hust.	—	—	—	sol
Caloneis bacillum (Grun.) Mer. var. *lancettula* (Schulz) Hust.	—	—	—	sol
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. f. *capitata* O. Müll.	—	—	sol	sol
Число видов	1	5	9	17
Bryophyta	—	—	—	+
Protozoa	—	—	+	+

соносных почв, но довольно обильно представлены диатомовые на тяжелосуглинистых такыровидных почвах, вовсе отсутствующие в гипсоносных галечниково-щебнистых пустынных почвах. Интересно отметить, что развитие водорослей на такыровидных почвах Гоби начинается сразу после увлажнения и через несколько часов поверхность почвы покрывается ярко-зеленой пленкой из синезеленых водорослей; исключением являются легкосуглинистые такыровидные почвы — в них сначала образуются тонкие пленочки из скоплений зеленых *Chlorosarcinales*.

Изучение аэрофильных и почвенных водорослей основано на обработке сравнительно небольшой коллекции, в связи с чем делаются предварительные выводы об основных особенностях состава и строения альгоценозов гобийских пустынь и чертах их сходства и различия с альгосинузиями пустынь Средней Азии.

1. Анализ видового состава и развития водорослей пустыни Гоби показал, что для центральноазиатских альгоценозов характерны следующие особенности: сравнительно бедный видовой состав, низкие показатели обилия и соответственно, вероятно, небольшая продуктивность. Доминируют синезеленые водоросли, но не из семейства *Schizotrichaceae* (кроме Джунгарской Гоби), как в среднеазиатских пустынях, а из семейства *Oscillatoriaceae* при участии *Chroococcaceae* и *Nostocaceae*. Основной общий признак сходства средне- и центральноазиатских пустынь — доминирование в напочвенных синузиях синезеленых водорослей; субдоминирование зеленых — характерная черта альгоценозов пустынь Центральной Азии, а в пустынях Средней Азии в альгосинузиях зеленые водоросли, как правило, не достигают значительного обилия. Желтозеленые водоросли в пустынях Гоби почти отсутствуют, диатомовые — крайне малочисленны, они встречаются в условиях, где несколько дольше сохраняется благоприятный водный режим — в руслах и на такыровидных почвах.

2. Типом центральноазиатских альгоценозов являются примитивные альгоценозы экстремальных гипсоносных галечниково-щебнистых пустынь Заалтайской Гоби, состоящие из одноклеточных синезеленых (*Chroococcales*) и зеленых, образующих группы или пакеты клеток (*Chlorosarcinales*) с примесью одноклеточных зеленых (*Chlorococcales*).

3. Альгосинузии и ценозы Джунгарской Гоби являются переходным звеном от центральноазиатских пустынь к среднеазиатским, поскольку, с одной стороны, в них представлен комплекс синезеленых водорослей из порядка *Oscillatoriales*, типичных для альгоценозов среднеазиатских пустынь (Голлербах, и др., 1956; Новичкова-Иванова, 1977), а с другой — комплекс зеленых пакетообразующих и талломных водорослей (*Chlorosarcinales* и *Chaetophorales*), характерных для более континентальных и относительно более холодных центральноазиатских пустынь.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г., Э. М. Мурзаев, А. А. Юнатов. (1945). Очерк природы Заалтайской Гоби в пределах Монгольской Народной Республики. Изв. ВГО, 77, 3. — Беспалов Н. Д. (1951). Почвы Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комиссии АН СССР, 41. — Волкова Е. А. (1976). Влияние петрографического состава пород на растительный покров и индикаторная роль растительных сообществ в мелкосопочниках южной части МНР. В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л. — Герасимов И. П., Е. М. Лавренко. (1952). Основные черты природы Монгольской Народной Республики. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова, Н. В. Сдобникова. (1956). Водоросли такыров. В кн.: Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М. — Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Тр. по геоботаническому обследован. пастбищ ССР Азербайджана, сер. А. Зимние пастбища, 1. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комиссии АН СССР, 67. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Грубов В. И. (1963). Растения Центральной Азии, в. 1, Л. — Грубов В. И. (1976). Итоги флористических исследований в МНР за последние два десятилетия (1955—1974 гг.). В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной

Республики. Л. — Евстифеев Ю. Г., Е. И. Рачковская. (1976). К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покровов в южной части МНР. В кн.: Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л. — Капо-Рей Р. (1958). Французская Сахара. — Ковда В. А. (1959). Очерки природы и почв Китая. — Лавренко Е. М. (1957). Растительность гобийских пустынь Монгольской Народной Республики и ее связь с современными геологическими процессами. Бот. ж., 42, 9. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. М.—Л., 169. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Прано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области., Бот. ж., 50, 1. — Лобова Е. В. (1956). Почвы пустынной зоны СССР. Докл. VI Междунар. конгрессу почвоведов. Пятая комиссия. — Новичкова Л. Н. (1955). Сообщества низших растений такыров подгорной равнины Копет-Дага. Автореф. канд. дисс. Л. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1967). Основные принципы и методы фитоценологического исследования почвенных водорослей. В сб.: Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР (Тр. Кировск. сельскохоз. инст., т. 20, в. 40). — Новичкова-Иванова Л. Н. (1977). Альгосинузии саксаульников и кустарниковых пустынь Восточных Каракумов. В кн.: Биогеоценотическое изучение Восточных Каракумов. Ашхабад. — Петров М. П. (1973). Пустыни земного шара. — Полынов Б. Б., Б. И. Лисовский. (1930). Рекогносцировочные исследования в области Северной Гоби. Предварительный отчет почвенно-географической экспедиции в Северную Монголию. Матер. Комис. по исслед. Монголии и Тувинской народной республики и Бурят-Монгольской АССР, 9. — Попов М. Г. (1925). Экологические типы растительности пустынь южного Туркестана. Изв. Главн. бот. сада РСФСР, т. XXIV. — Родин Л. Е. (1954). Роль растительности в образовании такыров и их комплексов. В сб.: Пустыни СССР и их освоение, II. М.—Л. — Сдобникова Н. В. (1958). К характеристике систематического состава водорослей такыров северной части Туранской низменности. Бот. ж., 43, 12. — Синицын В. М. (1956). Заалтайская Гоби. Геологические рекогносцировки летом 1951 г. — Синицын В. М. (1959). Центральная Азия. — Штина Э. А. (1965). Значение и перспективы некоторых культуральных методов в систематике водорослей. Проблемы современной ботаники, 1. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики, Тр. Монгольск. комиссии АН СССР, 39. — Biswas K. P. (1936). A new nannandrous *Oedocladium* from India. Rev. Algol., 10. — Bourrelly P. (1966). Les Algues d'eau douce. 1. Les Algues vertes. Paris, 511. — Gams H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Eitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocenologie. Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. in Zürich, Bd. 63. — Groover R. D., H. C. Bold. (1969). Phycological studies. VIII. The taxonomy and comparative physiology of the *Chlorosarcinales* and certain other edaphic algae. Univ. Texas Publ., N 6907. — Holmes A. (1944). Principles of Physical Geology. London. — Islam A. K. M. (1962). A new species of *Oedocladium* from East Pakistan with notes on the genus. Trans. Amer. Microscop. Soc., 81. — Kamat N. D. (1962). *Chlorophyceae* of Ahmedabad, India. Hydrobiol., 20. — Randhawa M. S. (1941). Notes on three species of *Oedocladium* from the Himalayas. Trans. Amer. Microscop. Soc., 60. — Reisigl H. (1964). Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgen. Osterr. Bot. Z., 111, 4. — Saito E., T. Yamagishi. (1975). Genus *Oedocladium* in Japan. Bull. Jap. Soc. Phycol., XXIII, 2. — Stamp L. D. (1961). A glossary of geographical terms. London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1977.

SUMMARY

For the first time the study of algae in the Gobi desert has been undertaken. The 67 species, varieties and formes of algae have been discovered on takyrlike and gray-brown gypsic soils of stone deserts of Central Asia (Dzungaria and Transaltai Gobi): *Cyanophyta*— 34, *Chlorophyta* — 24, *Xanthophyta* — 2, *Bacillariophyta* — 7.

The poor specific composition and low abundance are characteristic of the agglomerations, synusia and coenoses of algae in Gobi. Blue-green algae (*Oscillatoriales*) are dominating. The characteristic feature of algae groups of Central Asiatic deserts is the subdomination of green algae. In extremely arid pebble-rubble deserts of Transaltai Gobi the initial algae groups (agglomerations) are formed by monocellular *Cyanophyta* (*Chroococcales*) and *Chlorophyta* (*Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Chaetophorales*). In algae synusia and algae coenoses of Dzungaria Gobi, along with other floristic elements, an important role belongs to species of the family *Schizotrichaceae*, which gives grounds for regarding this synusia and coenoses as intermediate link between Middle Asiatic and Central Asiatic algae coenoses.

УДК 581.322 : 582.951

Л. И. Орел, М. А. Жакова

МЕХАНИЗМ ВСКРЫВАНИЯ ПЫЛЬНИКОВ ТОМАТОВ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. (*SOLANACEAE*)

L. I. ORYOL, M. A. ZHAKOVA. THE MECHANISM OF ANTHER DEHISCENCE OF TOMATO *LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL. (*SOLANACEAE*)

Изучен механизм вскрывания пыльников томатов *Lycopersicon esculentum* Mill. сорта Молдавский ранний. Исследовались также функционально стерильные мутанты, выделенные из сорта Врбычанский низкий. Пыльник томата вскрывается отверстием в верхней его трети, книзу от этого отверстия образуется узкая щель. Появление кристаллов оксалата кальция в паренхиме между пыльцевыми гнездами предшествует полному растворению этой ткани. Эпидермальные клетки, разрастаясь, образуют два гребня. Между гребнями остаются два ряда мелких клеток эпидермы. Внутренняя тангентальная оболочка этих клеток лизируется одновременно с лизисом кристаллоносной паренхимы, Гребни разрастаются и впячиваются внутрь полости пыльника, разрывая мелкие эпидермальные клетки. Отсутствие внутренней тангентальной клеточной оболочки способствует разрыву. Участки эндотеция с фиброзными утолщениями обусловливают более широкое открывание устья.

Освобождение пыльцы из пыльников большинства покрытосеменных происходит через отверстие, называемое стомиумом, или устьем. Исключение составляют клейстогамные растения, например *Oxalis acetosella* L., у которых пыльца прорастает непосредственно в пыльцевых гнездах; пыльцевые трубки при этом проходят через клеточные слои пыльника (Магешвари, 1954; Верещагина, 1965). При клейстогамии необходимость образования отверстия для высеивания пыльцы отпадает, фиброзные утолщения в клетках эндотеция не образуются (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964).

Стомиум возникает ко времени созревания пыльцы, однако подготовка к вскрыванию пыльника начинается значительно раньше и охватывает различные ткани пыльника. Определенная дифференциация этих тканей, их морфологическая и физиологическая перестройка в связи с подготовкой к растрескиванию пыльника представляют собой формирование механизма его вскрывания. Мутации генов, определяющих нормальное течение процессов дифференцировки тканей, с развитием которых связано вскрывание пыльников, ведут к потере способности к осуществлению этого процесса. В результате формируются невскрывающиеся пыльники, однако пыльца в них остается фертильной. Такие растения по существу становятся андростерильными. Этот тип стерильности назван функциональной мужской стерильностью (ФМС). ФМС найдена у целого ряда сельскохозяйственных растений, таких как *Solanum melongena* L. (Jasmin, 1954), *Pisum sativum* L., (Singh et al., 1964), *Beta vulgaris* L. (Rohrbach, 1965), *Gossypium herbaceum* L. (Rhyne C., P. Rhyne, 1971). Особый интерес исследователей вызывает ФМС томатов в связи с ее практической ценностью для получения гибридных семян (Larson, Paur, 1948; Troničková, 1962).

Выяснению механизма вскрывания пыльников благоприятствует наличие у томатов форм с ФМС, пыльники которых не вскрываются, и растений с нормально вскрывающимися пыльниками. Мы предполагали, что

исследование пыльников томатов с ФМС, у которых нарушен механизм вскрывания, позволит выявить основные структурные элементы этого механизма.

Задачей настоящей работы было изучение образования и дифференциации тканей и клеточных структур, связанных со вскрыванием пыльников.

При описании вскрывания пыльников основное внимание уделяется эндотецию. Имеется классификация различных типов эндотеция (Dormer, 1962). Особое значение придается фиброзным утолщениям оболочек клеток эндотеция как структурам, обеспечивающим вскрывание пыльников (Venkatesh, 1956, 1957; Davis, 1961; Vasil, 1967). При этом часто проводится аналогия с механизмом вскрывания спорангия папоротника, описанного Уршпрунгом (цит. по: Максимов, 1958). В стенке спорангия формируются клетки с кольцеобразными утолщениями их оболочек. У этих клеток сильно утолщены боковые и внутренние тангентальные стенки, а наружная тангентальная стенка остается тонкой. При созревании спорангия тонкая оболочка ссыхается, концы утолщенных клеточных стенок сближаются. Под действием возникающих сил натяжения спорангий разрывается со стороны, противолежащей слою клеток с неравномерно утолщенными оболочками.

В связи с выяснением функционального значения утолщенных участков клеточных оболочек эндотеция исследовался их химический состав. Выяснено, что фиброзные утолщения содержат целлюлозу, лигнин и суберин (Имс, 1964; Fossart, 1969).

К элементам механизма, обеспечивающего вскрывание пыльника, относят также эпидерму пыльника, которая в зоне стомиума разрастается у некоторых растений (например у лилии и томатов) в виде гребня (Имс, 1964; Данилова, 1964; Эсау, 1969).

Для растений сем. *Solanaceae*, в частности для картофеля и томатов, показано, что лизис паренхимной ткани между двумя пыльцевыми гнездами одной теки также способствует вскрыванию пыльника (Namakawa, 1919; Сизова, 1951; Данилова, 1964). Выяснено также, что лизису этой ткани предшествует появление в ее клетках кристаллов (Александров, Добротворская, 1960). Подсыхание эпидермальных клеток и их разрыв на небольшом участке рассматриваются как причина вскрывания пыльников у томатов (Namakawa, 1919; Данилова, 1964).

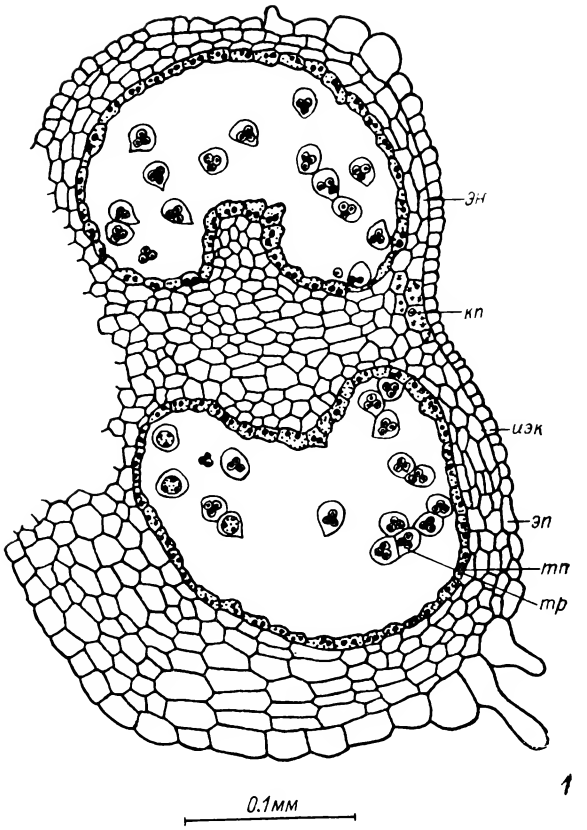
Материал и методика

Исследовались пыльники томата *Lycopersicon esculentum* Mill. сорта Молдавский ранний с фертильной пыльцой и нормально вскрывающимися пыльниками, а также мутант с ФМС, выделенный из сорта Врбычанский низкий. Исследован материал из коллекции Всесоюзного института растениеводства (Ленинград).

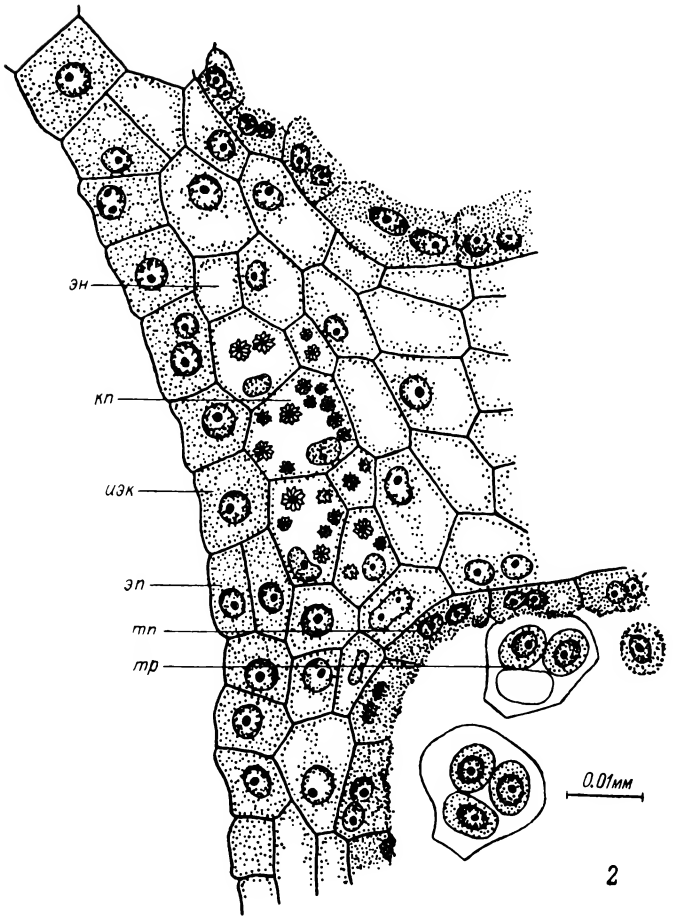
Бутоны и цветки на разных фазах развития фиксировали в смеси 96° спирта и ледяной уксусной кислоты (3 : 1). Фиксированный материал заливали в парафин, резали на микротоме и срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали гематоксилином по Эрлиху, а также в реактиве Шиффа. Подробно методы обработки материала были описаны нами ранее (Абрамова и др., 1974).

Для выявления участков эндотеция, клеточные стенки которых несут фиброзные утолщения, зрелый пыльник томатов разрезали на 2 теки, которые затем просветляли в 10% водном растворе КОН в течение 30—60 мин. Процесс просветления контролировали под микроскопом. Пыльник на предметном стекле промывали дистиллированной водой и заключали в глицерин. Присутствие лигнина в клеточных оболочках устанавливали действием на срезы флороглюцина с последующей обработкой срезов соляной кислотой.

Присутствие целлюлозы в клеточных оболочках стенки пыльника определяли по Дженсену (1965) после извлечения других веществ. После



1



2

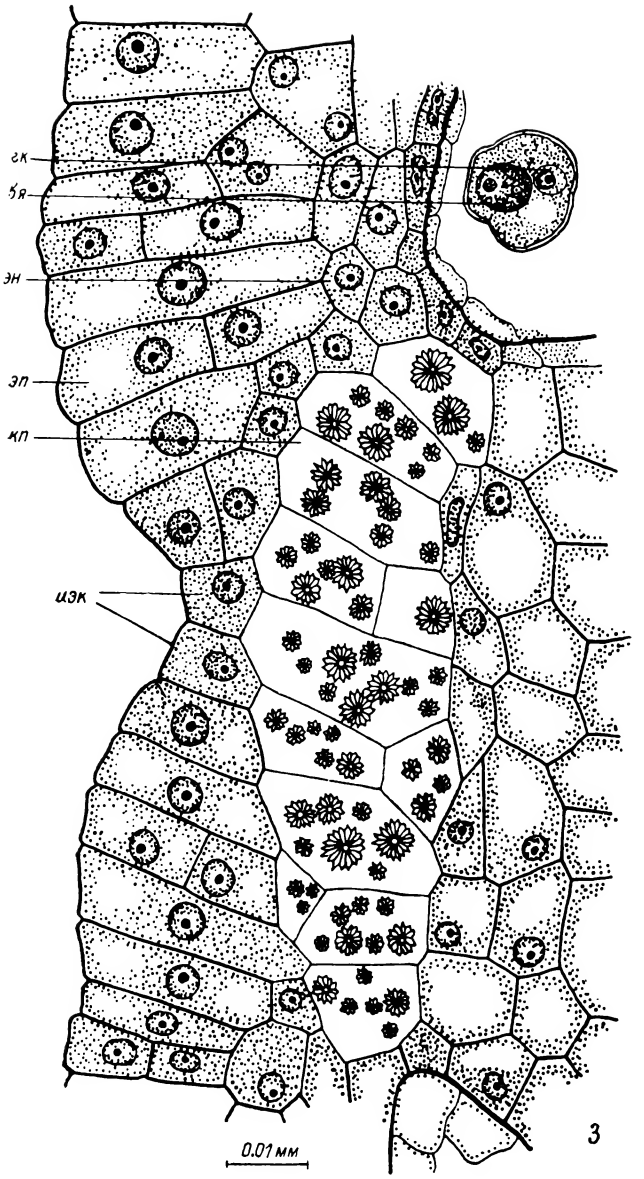


Рис. 1. Поперечные срезы пыльников *Lycopersicon esculentum* сорта Молдавский ранний.

1, *2* — фаза формирования тетрад микроспор; *3* — фаза образования двухклеточной пыльцы. *вя* — вегетативное ядро, *гк* — генеративная клетка, *изк* — изодиаметричные эпидермальные клетки, *кп* — кристаллоносная паренхима, *тп* — тапетум, *тр* — тетрады, *эп* — эпидерма, *эн* — эндотеций.

удаления веществ нецеллюлозной природы и реакции Шифф—иодная кислота (реакция ШИК) клетчатка окрашивалась в пурпурный цвет. Использовали также реакцию с хлор-цинк-йодом для выявления лигнина, суберина и кутина. Показателем присутствия этих веществ в клеточных оболочках служило их окрашивание в желто-оранжевые тона.

Для установления химической природы кристаллов, образующихся в паренхимных клетках пыльников томатов, проводили реакцию с серной, соляной и уксусной кислотами (Прозина, 1960), а также наблюдали их в поляризованном свете.

Целлюлоза благодаря присущему ей свойству двойного лучепреломления также выявлялась в поляризованном свете.

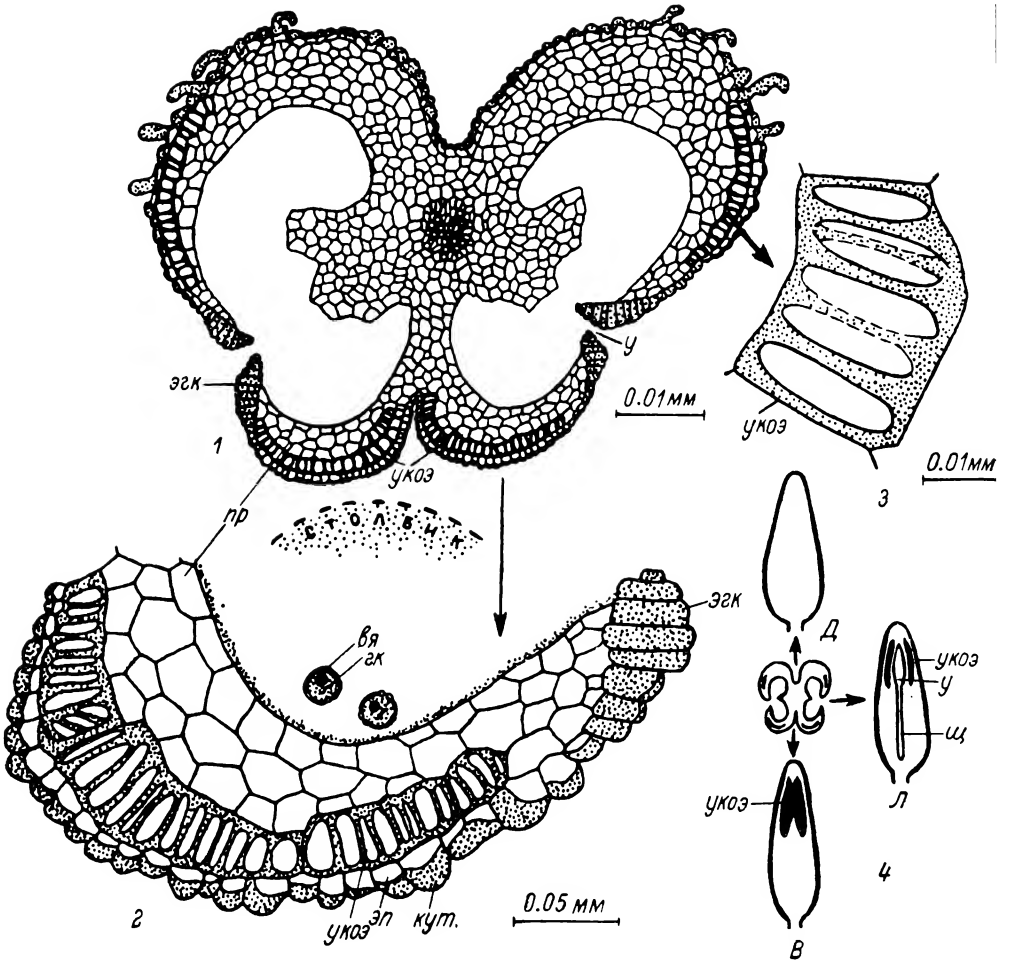


Рис. 2.

1 — поперечный срез вскрывшегося пыльника *Lycopersicon esculentum* сорта Молдавский ранний; *2* — участок стенки пыльника с развитыми фиброзными утолщениями клеточных оболочек эндотеция и кутинизированными оболочками эпидермальных клеток; *3* — клетка эндотеция с утолщениями оболочки; *4* — схема расположения зон эндотеция с утолщенными стенками клеток в пыльнике на вентральной (*В*) и латеральной (*Л*) сторонах пыльника, на дорзальной стороне (*Д*) фиброзные утолщения отсутствуют.

вя — вегетативное ядро, *гк*— генеративная клетка, *кут* — кутикула, *пр* — паренхима, *у* — устье, *укоэ* — утолщения клеточных оболочек эндотеция, *щ* — щель, *эгк* — эпидермальный гребень с кутинизированными оболочками клеток, *эп* — эпидерма.

Результаты исследования

Стенка пыльника томатов ко времени формирования тетрад микроспор состоит из слоя мелких изодиаметрических клеток эпидермы, расположенного под ним эндотеция, или фиброзного слоя, среднего слоя, который в отдельных участках может быть и двурядным, и тапетума. В некоторых участках стенок пыльцевых гнезд между эндотецием и средним слоем формируется несколько слоев паренхимы. Паренхимная ткань разделяет также два пыльцевых гнезда одной теки пыльника (рис. 1, *1—3*).

В фазе формирования тетрад микроспор для пыльника томатов характерно появление кристаллов оксалата кальция. Они представляют собой светопреломляющие структуры звездчатой формы, растворимые в серной и соляной кислотах и не растворяющиеся в уксусной кислоте. Исследование в поляризованном свете показало, что в паренхимных клетках образуются кристаллы различной величины (рис. *1*, *2*, *3*; табл. I, *1*, *2*, см. вклейку). Обычно они формируются в двух субэпидермальных слоях клеток, занимающих промежуток между двумя соседними пыльцевыми

гнездами. Паренхимные клетки в начальный период образования кристаллов оксалата кальция, очевидно, остаются живыми. Ко времени формирования в пыльцевых зернах генеративной клетки и вегетативного ядра количество и величина кристаллов значительно возрастают. Ядра паренхимных клеток, содержащих кристаллы, подвергаются лизису (рис. 1, *3*). Становится заметным утончение клеточных оболочек этих паренхимных клеток (табл. I, *1*). Особенно четко уменьшение толщины клеточных стенок выявляется после проведения на поперечных срезах пыльника реакции ШИК, которая выявляет все нерастворимые полисахариды клеточных оболочек. По мере дальнейшего роста пыльника оболочки паренхимных клеток, содержащих кристаллы, полностью растворяются. Между эпидермой и паренхимой связника образуется пространство, в котором вне клеток остаются кристаллы оксалата кальция. Затем, по мере дальнейшего роста пыльника этот промежуток увеличивается, объединяя соседние пыльцевые гнезда в одну полость (рис. 2, *1*).

После того как начинается образование кристаллов в паренхиме, эпидерма, граничащая с этим участком ткани, претерпевает ряд изменений. Сначала эпидерма остается мелкоклеточной и на всем протяжении однослойной, все ее клетки изодиаметричные. Затем эпидермальные клетки этого участка начинают расти, однако не все; всегда остаются две мелкие клетки, которые расположены над кристаллоносной тканью на одинаковым расстоянии от пыльцевых гнезд одной теки. По обе стороны этого двухклеточного тяжа, тянущегося вдоль пыльника, в результате роста клеток формируются два образования, сходных с гребнями (рис. 1, *3*; рис. 2, *1*, *2*; табл. I, *1*). Некоторые клетки эпидермы претерпевают одно-два периклинальных деления, что также способствует увеличению размеров гребней. Внешняя тангентальная стенка эпидермальных клеток всего пыльника и вся оболочка эпидермальных клеток, формирующих гребень, сильно кутинизированы.

Особое внимание при исследовании было уделено изучению толщины клеточных оболочек двух эпидермальных клеток пыльника, расположенных между двумя гребнями. Исследование поперечных срезов пыльников с помощью реакции ШИК (используемой для выявления нерастворимых полисахаридов клеточных оболочек) показало, что внутренние тангентальные стенки этих клеток ко времени лизиса кристаллоносной паренхимы становятся очень тонкими (рис. 3, *1*). Эти утонченные стенки граничат с образовавшейся в результате лизиса паренхимы воздушной полостью. Несколько клеток эпидермальных гребней, расположенных по обе стороны от этих мелких клеток, остаются также без подлежащих тканей. Однако только в участках с утонченными тангентальными стенками этих двух клеток происходит разрыв эпидермы (рис. 3, *2*; табл. I, *1*, *3*). Стенки разрываются во время впячивания растущих эпидермальных гребней в образовавшуюся после лизиса паренхимы полость. Разрыв утонченных стенок происходит в результате их подсыхания и действия сил натяжения, возникающих при впячивании гребней (обладающих вследствие затвердения кутикулы несколько жесткой структурой).

Уменьшение толщины клеточных стенок со стороны подвергающейся лизису паренхимы, вероятно, связано с ферментативным воздействием дегенерирующей цитоплазмы паренхимных клеток.

Решающее значение частичного лизиса тангентальной стенки во вскрывании пыльника становится очевидным при изучении пыльников мутанта с ФМС. У мутанта сорта Врбычанский низкий нарушены процессы образования эпидермальных гребней, которые не формируются из-за отсутствия роста и деления клеток (табл. I, *4*). Кроме того, стенки эпидермальных клеток, в том числе в зоне разрыва стенки, у него остаются утолщенными. Вскрывание пыльника в этом случае не происходит (рис. 3, *3*).

В норме под эпидермой пыльника расположен эндотеций, или фиброзный слой. В пыльниках томатов эндотеций однослойный, за исключением небольших участков, где он образует два слоя. Второй слой формируется

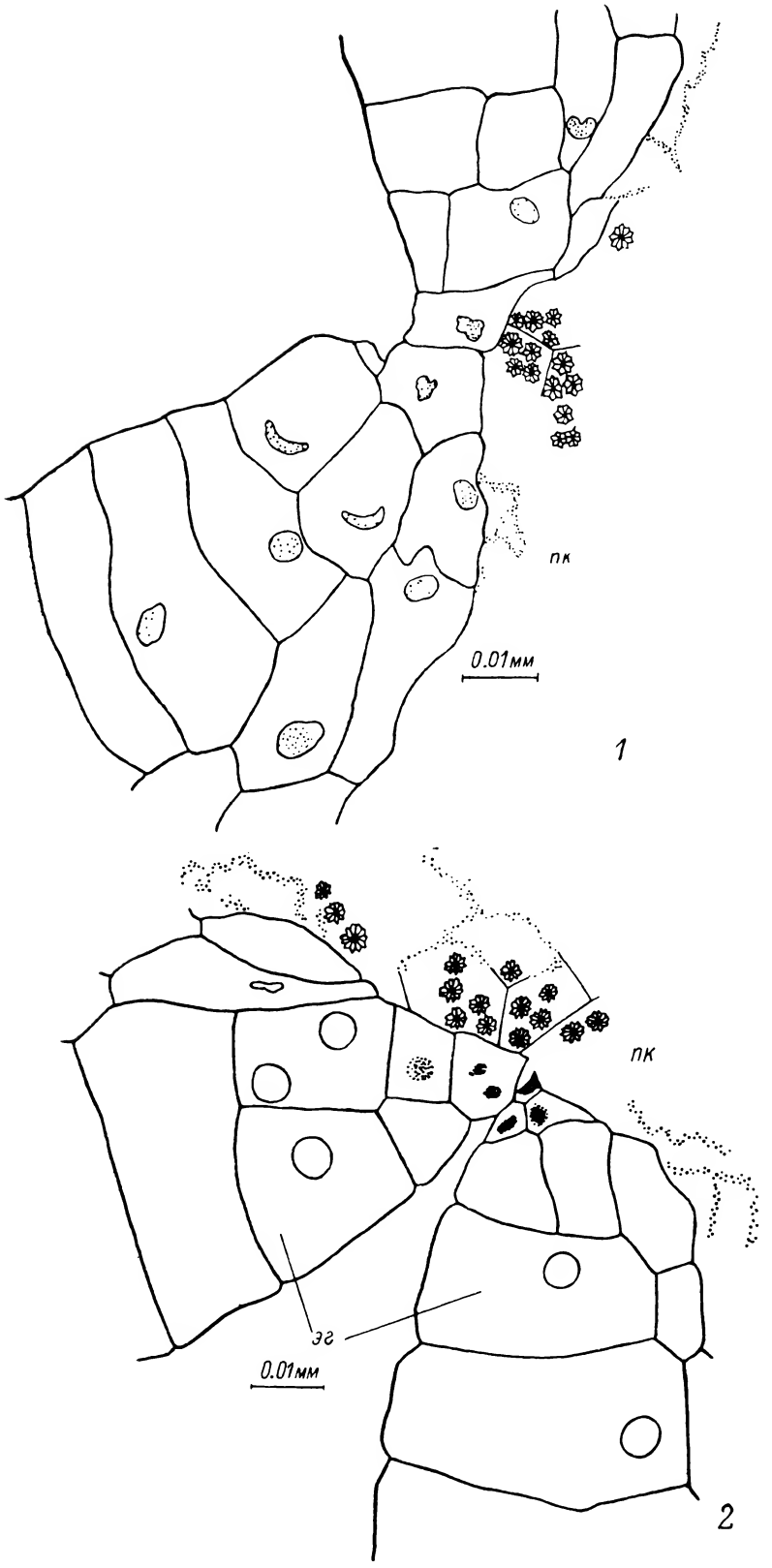
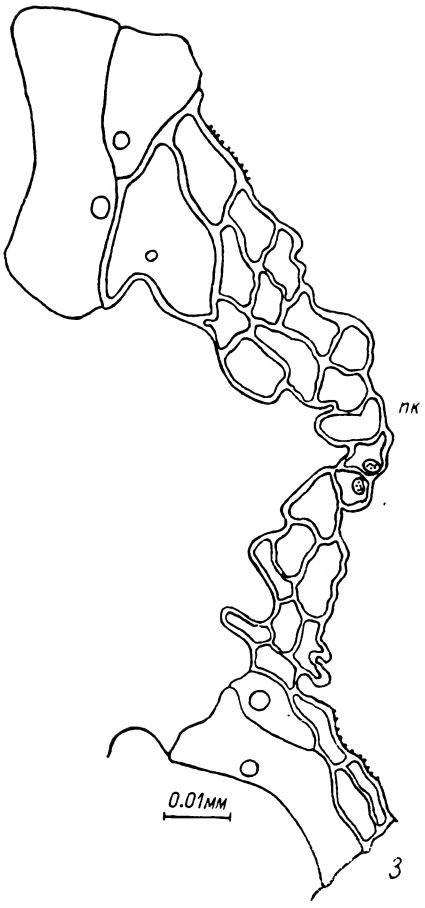


Рис. 3.

2 — поперечный срез пыльников *Lycopersicon esculentum* сорта Молдавский ранний; *3* — то же формы с функционально мужской стерильностью сорта Врбычанский низкий в зоне вскрывания пыльника.
— эпидермальный гребень; *пк* — пыльцевая камера, образовавшаяся в результате слияния двух пыльцевых гнезд.



в результате деления клеток эндотеция в тот период, когда все слои стенки пыльника уже сформированы, но еще не дифференцированы. Двуслойный эндотеций обычно возникает в зоне формирования утолщений клеточных оболочек.

Исследование химического состава клеточных оболочек и фиброзных утолщений эндотеция показало присутствие в них лигнина и целлюлозы. О наличии лигнина судили по появлению красной окраски после обработки срезов флороглюцином с соляной кислотой. Наличие двойного лучепреломления в поляризованном свете и появление красной окраски после извлечения пектиновых веществ и гемицеллюлозы и проведения реакции ШИК, а также синей окраски при воздействии хлорцинк-йода свидетельствовали о присутствии целлюлозы в фиброзных утолщениях эндотеция (табл. II, *3*, *4*, см. вклейку).

В пыльниках томатов форма фиброзных утолщений подобна форме перегородок, соединяющих тангентальные стенки клеток эндотеция (рис. 2, *2*, *3*; табл. II, *4*, *5*). Однако направление перегородок не всегда радиальное. Тангентальные стенки эндотеция в зоне фиброзных утолщений часто тоже утолщаются (рис. 2, *3*).

Изучение целых, неповрежденных пыльников, просветленных в водном растворе щелочи, показало, что утолщения образуются в клетках эндотеция только в определенной, относительно небольшой части пыльника. Четыре участка клеток с фиброзными утолщениями находятся в верхней трети пыльника (рис. 2, *4*; табл. II, *2*, *3*). Расположение четырех участков клеток с утолщениями оболочек фиброзного слоя соответствует месту образования устья в пыльниках томатов (рис. 2, *4*; табл. II, *1*).

Участки эндотеция с фиброзными утолщениями нормальных, вскрывающихся пыльников и мутантов с ФМС (у которых пыльники не вскрываются) различаются по величине; у мутантов с ФМС клеток с фиброзными утолщениями значительно меньше (табл. II, *2*, *3*). Кроме того, у мутанта в пыльниках обычно задерживается развитие эпидермальных гребней в зоне устья или они вообще не формируются (табл. I, *4*). При отсутствии гребней стенка пыльника в зоне устья может впячиваться в полость пыльцевого гнезда пыльника или выгибаться в противоположную сторону. Разрыв эпидермальных клеток не происходит.

У нормального, вскрывающегося пыльника томатов устье появляется в верхней трети пыльника (табл. II, *1*). После образования относительно широкого отверстия книзу от него вдоль пыльника возникает узкая щель, через которую пыльца также может высыпаться.

Заключение

Для выяснения механизма вскрывания пыльника томатов были исследованы процессы формирования эндотеция и локализация в нем клеток с утолщенными фиброзными поясками, прослежены образование, затем лизис кристаллоносных паренхимных клеток и растворение внутренних

тангентальных стенок мелких эпидермальных клеток, расположенных вдоль всего пыльника между двумя эпидермальными гребнями.

У мутантов с ФМС сорта Врбычанский низкий пыльники не вскрываются. В них меньше зона эндотеция с утолщениями клеточных оболочек, меньше или отсутствуют эпидермальные гребни, расположенные вдоль щели вскрывания. У мутантов не происходит лизиса внутренних тангентальных оболочек двух клеточных слоев эпидермы, расположенных у нормальных форм между двумя эпидермальными гребнями вдоль пыльника. По этим клеткам обычно происходит разрыв стенки пыльника.

Изучив структуры пыльника, связанные с формированием механизма вскрывания пыльников томатов, и сравнив их развитие у фертильных форм и мутантов с ФМС, мы пришли к следующему представлению о механизме вскрывания пыльника.

Задолго до созревания пыльцы, когда в микроспороцитах заканчивается мейоз, в двух субэпидермальных слоях паренхимы в зоне, расположенной между двумя спорангиями, появляются мелкие кристаллы оксалата кальция. Их появление предшествует полному лизису этих клеточных слоев вдоль всего пыльника. Лизису подвергается сначала цитоплазма, затем ядро и, наконец, оболочки клеток. Лизис паренхимной ткани обусловливает образование пространства между двумя пыльцевыми гнездами; оно увеличивается по мере роста пыльника. Пыльца двух соседних спорангиев оказывается лежащей в общей полости. В зоне смыкания двух спорангиев эта полость ограничена снаружи двумя продольными рядами мелких, изодиаметричных эпидермальных клеток; их внутренние тангентальные стенки граничат с заполненной воздухом полостью. К этим эпидермальным клеткам справа и слева примыкают разросшиеся ко времени созревания пыльцы эпидермальные гребни. По мере формирования гребней (в результате их увеличения за счет деления и роста клеток) они начинают впячиваться в пространство, образовавшееся после лизиса паренхимных клеток. Наружные оболочки эпидермальных клеток гребня сильно кутинизированы; возможно, что имеет место затвердение кутикулы, поэтому гребни представляют собой довольно твердые структуры. Впячивание гребней вызывает натяжение в зоне мелких эпидермальных клеток, расположенных между ними. Эти клетки разрываются. Однако сил, возникающих при впячивании гребней, было бы, очевидно, недостаточно для разрыва клеток, если бы в них не происходили определенные изменения, а именно: внутренние тангентальные клеточные стенки двух рядов эпидермальных клеток, расположенных между гребнями, во время лизиса подстилающих слоев паренхимы подвергаются ферментативному воздействию. Здесь проявляют активность ферменты типа целлюлазы соседних лизирующих паренхимных клеток, в которых ранее образовались кристаллы. Обнаружено истончение этих клеточных стенок с помощью реакции ШИК. Подсыхание клеточных оболочек и воздействие сил натяжения при впячивании гребней вызывает их разрыв в утонченных местах. О значении уменьшения толщины или полного лизиса внутренних тангентальных клеточных стенок эпидермы во вскрывании пыльника свидетельствует отсутствие вскрывания пыльника у томата с ФМС, у которого оболочки клеток эпидермы в зоне, где обычно возникает стомиум, остаются толстыми.

Однако разрыв эпидермальных клеток и образование узкой щели еще не обеспечивают полного вскрывания пыльника. Дальнейшее увеличение этой щели у томатов происходит в верхней трети пыльника, где образуется широкое отверстие. Именно в этой части пыльника локализованы клетки эндотеция с развитыми фиброзными утолщениями. Поскольку стомиум не образуется в нижней части пыльника (там щель остается узкой), мы считаем, что зона эндотеция с фиброзными утолщениями клеточных стенок способствует увеличению щели и возникновению относительно широкого отверстия для высыпания пыльцы.

Данная предполагаемая роль зоны эндотеция подтверждается нали-

чием определенной структуры фиброзных утолщений. В пыльниках томатов обычно образуется 1—2 слоя клеток с неравномерно утолщенными оболочками. Положение утолщенных полос по отношению к щели вскрывания непостоянное. Наиболее часто отмечается утолщение внутренней тангентальной и радиальных стенок клеток эндотеция. В расположении полос, таким образом, наблюдается аналогия с утолщениями в спорангии папоротника, описанными Уршпрунгом. Однако образование клеток эндотеция с равномерным утолщением всей оболочки и тем более его двуслойность, а также наличие рядом кутинизированной эпидермы исключают возможность действия фиброзных утолщений эндотеция, подобного механизму вскрывания спорангия папоротника.

Утолщенные стенки и фиброзные утолщения в клетках эндотеция сильно лигнифицированы. Следовательно, весь комплекс этих утолщений представляет собой жесткую структуру. Диаметр полости пыльцевого гнезда в нижней части пыльника фертильного томата и пыльника по всей его длине у мутанта сорта Врбычанский низкий с ФМС всегда меньше, чем в зоне развития фиброзных утолщений. Это, вероятно, связано с некоторым спаданием стенок пыльцевых гнезд ко времени созревания пыльцевых зерен. Таким образом, жесткая структура эндотеция выполняет роль механического каркаса, препятствующего спаданию стенок пыльника. Благодаря отсутствию спадания стенок пыльника в его верхней части происходит расширение щели вскрывания, что необходимо для высыпания больших количеств пыльцы.

Следовательно, у томатов в механизм вскрывания пыльника включены эпидерма, фиброзный эндотеций и гиподермальная паренхима, расположенная между двумя спорангиями. В процессе развития пыльника эти ткани претерпевают ряд биохимических и морфологических изменений, совокупность которых и обусловливает вскрывание пыльников.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в а Л. И., Л. И. О р е л, И. Н. О р л о в а. (1974). Руководство по цитологической технике. II. Некоторые цитологические методики для селекционно-генетической практики. — А л е к с а н д р о в В. Г., А. В. Д о б р о т в о р с к а я. (1960). Образование тычинок и формирование фиброзного слоя в пыльниках цветков некоторых растений. Бот. ж., 45, 6. — В е р е щ а г и н а В. А. (1965). Экология цветения и опыления *Oxalis acetosella* L. Бот. ж., 50, 8. — Д а н и л о в а М. А. (1964). Строение цветка. В кн.: Д. Д. Б р е ж н е в. Томаты. — Д ж е н с е н У. (1965). Ботаническая гистохимия. — И м с А. (1964). Морфология цветковых растений. — М а г е ш в а р и П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — М а к с и м о в Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — П р о з и н а М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — С и з о в а М. А. (1951). Анатомическое строение цветка и семян различных видов картофеля. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 29, 1. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — D a v i s G. L. (1961). The life-history of *Podolepis jaceoides* (Sims) Voss. 1. Microsporogenesis and male gametogenesis. Phytomorphology, 11 : 86—97. — D o r m e r K. J. (1962). The fibrous layer in the anthers of *Compositae*. New Phytologist, 61 : 150—153. — F o s s a r t R. A. de. (1969). Development and histochemistry of the endotecium in the anther in vitro grown *Chenopodium rubrum* L. Bot. Gaz., 130 : 10—22. — J a s m i n J. J. (1954). Male sterility in *Solanum melongena* L. Preliminary report on a functional type of male-sterility in eggpants. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 63 : 443. — L a r s o n R. E., S. P a u r. (1948). The discription and inheritance of a functionally sterile flower mutant in tomato and its proable value in hybrid tomato seed production. Proceed. Amer. Soc. Hort. Soc., 52 : 355—364. — N a m a k a w a I. (1919). Über das Ofnen der Antheren bei einigen Solanaceen. Bot. Mag. (Tokyo), 33 : 62—69. R o h r b a c h U. (1965). Beiträge zum Problem der Pollen-sterilitet bei *Beta vulgaris* L. 1. Untersuchungen über die Ontogenese des Phenotyps. Zeitschrift fur Pflanzenzüchtung, 53, 2. — R h y n e C. L., P. R h y n e. (1971). Another male-sterile? Beltwide Cotton Prod. Res. Conf. Procced. : 69—70. — S i n g h P., H. S. G i l l, K. S. A c h l u w a l i a, P. S w a r u p. (1964). Functional male-sterile mutant in peas (*Pisum sativum* L.). Indian J. Hort., 21 : 247—248. — T r o n i č k o v á E. (1962). Nový typ funkčni samči sterility rajčete. Vědecké Práce Ústerědnihe Výskumnégo Ústavi Rostlinné Vyroby v Prace Ruzyni, 6/222. — V a s i l I. K. (1967). Physiology and cytology of anther development. Biol. Rev., 42 : 327—373. — V e n-

k à t e s h C. S. (1956). The form, structure and special modes of dehiscence of the anthers of *Cassia*. I. Subgenus *Fistula*. Phytomorphology, 6 : 168—176. — V e n k à t e s h C. S. (1957). The form, structure and special ways of dehiscence of the anthers of *Cassia*. II. Subgenus *Senna*. Phytomorphology, 7 : 253—273.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 8 X 1976.

SUMMARY

Tomato's anther opens with a stomium in the upper part of sporangium, and downwards a narrow split develops. The appearance of calcium oxalate crystals in parenchyma between the two pollen sacks precedes the full dissolving of this parenchyma. Expanding epidermal cells form two crests (ridges). Two rows of small cells remain between the crests of epiderm. The internal tangential walls of these cells dissolve simultaneously with the lysis of crystal-baring parenchyma. The crests expand and crook into the anther cavity, breaking small epidermal cells. The absence of internal tangential cell wall promotes the dehiscence. The more wide opening of the stomium is conditioned by the parts of endotecium with fibrous thickenings.

УДК 581.46 : 581.2 : 576.744.26

М. М. Лодкина

ТЕРАТОЛОГИЯ ЦВЕТКА, МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЕГО ОРГАНОВ И ПРОБЛЕМА ГОМОЛОГИИ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ГЕНЕТИКИ РАЗВИТИЯ [1]

M. M. LODKINA. TERATOLOGY OF THE FLOWER, THE MORPHOLOGICAL NATURE OF ITS ORGANS, AND THE HOMOLOGY PROBLEM FROM THE VIEW OF DEVELOPMENTAL GENETICS

Тератологические модификации трактуются как результат нарушений в системе индуктор—реагирующая ткань, которые могут происходить как в следствие изменений в генетической программе развития, так и провоцироваться неспецифическими факторами, изменяющими фенотипическую реализацию генетической программы. Обосновывается малое значение терат для выяснения пройденного пути эволюции даже в случае их генетической природы, так как они, как правило, выражают не предковые признаки, а заблокированные в нормальном процессе развития признаки данного растения, искаженные в силу нарушения морфогенетических процессов. Отмечено возможное значение генетически обусловленных нарушений в программе развития в эволюции органов растений, приведшей к возникновению цветка.

Тератологическим явлениям придают важное значение для выяснения морфологической природы органов. Наряду с сериями переходных форм между теми или иными органами, являющимися нормой строения некоторых растений, тератологические изменения часто расцениваются как достоверные свидетельства гомологии органов и исторического превращения одного органа в другой. Такое отношение к тератам все еще широко распространено, несмотря на то что многие авторитетные ботаники высказывались отрицательно о пригодности данных тератологии для выяснения морфологической природы органов; среди них М. Т. Мастерс, Г. Г. Томас, А. Арбер, М. А. Розанова (см. обзор Ал. А. Федорова, 1958), а также В. Циммерманн (Zimmermann, 1934—1935) и др.

В 1952 г. Дж. Хеслоп-Харрисон показал, что истинное значение тератологических модификаций для понимания эволюции не так велико, как это признается многими исследователями (Heslop-Harrison, 1952). По его словам, тераты значат больше для понимания физиологии, чем для морфологии и эволюции. Однако, несмотря на убедительность приведенных им доводов, уродства до сих пор постоянно привлекаются для подтверждения тех или иных представлений об эволюции органов и особенно часто — для доказательства листовой природы частей цветка.

Одна из причин такого упорства — исторически сложившаяся большая убежденность в том, что элементы цветка являются результатом метаморфоза листа предковых форм растений. На этом глубоко укоренившемся мнении зиждятся наиболее широко распространенные представления об эволюции цветка, а в конечном счете и принцип построения современных филогенетических систем покрытосеменных. Поэтому неудивительна известная предвзятость в подходе к явлениям тератологических преобразований, стремление видеть в них подтверждение того, в чем убежден сам.

[1] Статья является расширенным докладом, сообщенным на XII Международном ботаническом конгрессе. Основные положения опубликованы автором в 1974, 1975 и 1976 гг.

При этом, однако, давно забыто, что сами эти представления были навеяны явлениями тератологии (Hallier, 1902).

Вторая причина кроется в очевидности того, что в онтогенезе серия зачатков элементов цветка является прямым продолжением серии зачатков листьев, а также в единообразии процесса отчленения зачатков боковых органов на точке роста. При этом действительно трудно себе представить, что какие-то из этих сходных и соседних зачатков могут иметь разную морфологическую природу. Легче допустить, что часть одинаковых по своей природе зачатков по тем или иным причинам становится репродуктивными органами. Экспериментальная физиология на первых порах способствовала укреплению представления о единстве природы листа и частей цветка, выявляя физиологические факторы, способные управлять дальнейшей судьбой каждого зачатка.

В последние десятилетия развилась еще одна область знаний — эволюционная генетика и генетика развития, которой было суждено объединить филогенез и онтогенез в единый процесс эволюции. Основы этой науки были заложены генетиками-зоологами и прежде всего И. И. Шмальгаузеном на зоологическом материале. Важнейшие положения генетики развития являются общими для животных и растений. Несмотря на это, выводы генетики развития животного организма не могут быть просто приложены к объяснению эволюции растений, которым присущи свои особенности и законы. Генетика развития растений требует своей разработки.

Рассмотрим тератологические явления с позиций генетики и с этой стороны подойдем к понятию гомологии и к морфологической природе цветка. Для этого прежде всего необходимо принять во внимание некоторые положения генетики.

В наши дни не требует доказательств тот факт, что в любой части тела растения клетки содержат весь генотип. Поэтому теоретически любой участок меристемы должен быть тотипотентен, т. е. способен образовать любой признак и любой орган, свойственный виду, к которому принадлежит данное растение. Однако реализуются только те формообразовательные потенции, которые соответствуют данному моменту развития. Следовательно, тотипотентность имеет определенные ограничения. Не будем касаться конкретных механизмов, которые контролируют этот процесс. Каков бы он ни был, для нас важно, что в каждом периоде онтогенетического развития определенная часть генетического материала остается в неактивном состоянии. Так, в начале развития побега всегда образуются листья и не могут возникать почечные чешуи. В конце вегетации формируются чешуи, но не могут образоваться листья; при возникновении мужского цветка не развиваются признаки женского цветка, при образовании тычинки не развиваются семяпочки, и т. д. Показано, что существует генетическая система (эпигенотип), которая «разрешает» реализовать одни генетические потенции и «запрещает» другие, т. е. управляет активностью генов. Известно, что при этом важную роль в создании возможности или невозможности развития играют гормональный режим и ферментная система. Через их посредничество осуществляется генетический контроль над формообразовательным процессом.

В генетическом отношении для формирования органа или признака необходимы следующие условия: наличие генетически определяемых потенциальных возможностей ткани, т. е. наличие генетической информации, записанной на ДНК; физиологическая готовность ткани сформировать данный орган, т. е. вступление ее в так называемое состояние компетенции с определенными нормами реагирования; наличие генетической программы развития, т. е. генетически закрепленной последовательности реализации наследственной информации. Необходимо также наличие системы активаторов (индукторов), побуждающих к развитию признаки или органы и выступающих в роли «спускового крючка». Индукторами могут быть различные биологически активные вещества, например гормоны. Часто один и тот же гормон, но в разных концентрациях индуцирует разные органы. Иногда стимулирующие развитие вещества вырабатыва-

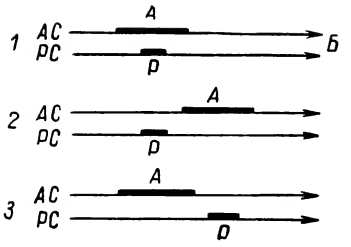


Рис. 1. Схема развития и редукции органа.

1 — нормальное развитие органа при согласованном развитии активатора и реагирующей ткани; *2* — редукция органа в результате запоздания развития активатора, *3* — то же в результате запоздания развития реагирующей ткани.
А — активатор, *Р* — состояние компетенции ткани, *Б* — орган, *АС* — активирующая система, *РС* — реактивная система.

ются какой-либо другой тканью, и тогда говорят, что эта ткань является индуктором. Но, как оказалось, не сама ткань является индуктором. Она может быть умерщвлена, а выделяемые из нее вещества остаются активаторами развития (Шмальгаузен, 1964).

И. И. Шмальгаузен (1938, 1969) наглядно поясняет принцип развития признака или органа схемами. Часть из них воспроизведена на рис. 1. На этих схемах нижняя линия отражает созревание реагирующей ткани, которая в определенный период вступает в состояние компетенции (отрезок *Р*), т. е. становится способной сформировать орган под воздействием индуктора, постепенное изменение которого («развитие») изображено верхней линией (примером его изменения может служить возрастание или убывание концентраций активирующих веществ). В центре показан отрезок *А*, в пределах которого данный индуктор эффективен для активации развития данного органа. Взаимодействие активатора и реактора в пространстве и времени приводит к детерминации, а затем и к развитию органа. При расстройстве этой системы в случае запоздания в развитии индуктора или реагирующей ткани или, наоборот, преждевременного развития одного из них может произойти редукция органа (рис. 1, схемы *2* и *3*). Важную роль временны́х факторов в развитии подчеркивает Л. И. Корочкин (1976а, б), считающий, что временно́е рассогласование созревания индуктора и компетентной ткани может привести к дезинтеграции эволюционно сложившихся и стабилизированных корреляционных систем, к нарушению морфогенеза.

Большое значение имеет установление пороговых уровней реактивности тканей, в пределах которых обеспечивается развитие «нормальных» признаков или органов, несмотря на некоторое варьирование в концентрации или других показателях активатора. Этим определяется относительная устойчивость нормального развития. Важно отметить, что в этой системе индуктор неспецифичен. Напротив, ткань отвечает на стимул специфично, формируя именно тот признак, который характерен для данного вида. В силу неспецифичности индуктора развитие признака может быть спровоцировано многими другими факторами (Шмальгаузен, 1938, 1964; Вахтин, 1974). Это обстоятельство вызвало появление убежденности некоторых исследователей, преимущественно физиологов, в том, что поскольку экспериментальным вмешательством в гормональный, световой и другие режимы можно произвольно изменить направление органообразовательного процесса, постольку зачатки органов начинают развиваться на конусе нарастания недетерминированными, а судьба их определяется условиями развития — внешними или внутренними (например гормональными). Соответственно чередование органов определяется последовательной сменой условий. В действительности же в этих случаях посредством внешних воздействий преодолевается внутренний генетический контроль (Heslop-Harrison, 1952) и изменяется фенотипическая реализация генетической программы. Кажущиеся одинаковыми зачатки разных органов различаются набором активных генов (Вахтин, 1974; Трумэн, 1976). Эти наборы генов создавались в ходе независимой эволюции разных органов, и в них находит свое выражение морфологическая природа последних.

Следует обратить внимание на то, что контроль за формированием одного органа и подавлением развития другого может быть нарушен как экзогенным вмешательством, воздействующим на самый процесс реализа-

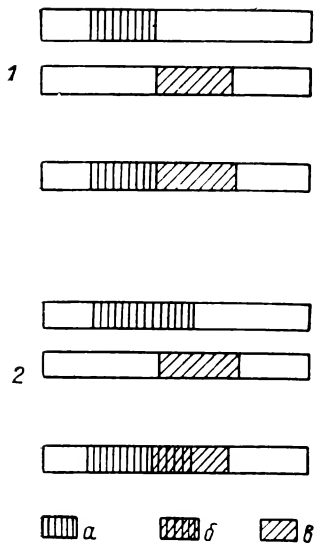


Рис. 2. Схема образования терат и переходных форм между двумя органами.

1 — нормальное развитие, *2* — образование терат или переходных форм при изменении норм реагирования ткани.
Комплекс признаков: *а* — одного органа, *б* — сочетание признаков обоих органов, *в* — другого органа.

ции признака (изменение гормонального режима или фотопериода, влияние вирусов, температурное воздействие и т. д.), так и вмешательством на уровне генетического контроля — провоцированием наследственных изменений (мутаций) в генной регулирующей системе или эпигенетических изменений (блокированием—деблокированием генетического материала). В обоих случаях равным образом могут произойти выпадение развития органа, искажение его строения или вместо одного органа может развиться другой, но в первом случае в отличие от второго изменения не могут иметь эволюционного значения.

Примером экзогенного естественного нарушения является тератологический цветок *Geum rivale* (Коновалов, 1952). На границе ареала этого вида условия для формирования признаков цветка часто являются крайними, легко могут быть нарушены и потому эти признаки стали неустойчивыми. Спонтанно (предполагается, что под воздействием вирусов) возникла зеленая роза *Rosa viridiflorae* Hort, возведенная в ранг вида. Так же под влиянием вирусного заболевания возникли тераты *Cineraria hybrida* (Сенянинова-Корчагина, 1950). Многочисленны опыты, например работы Хеслоп-Харрисона и Мохан Рама (Heslop-Harrison, 1957, 1958; Mohan Ram, Jaiswal, 1972) с *Cannabis sativa*, в которых искусственным путем — воздействием ростовыми гормонами — удавалось изменить пол цветков. Варьированием фотопериодического режима были вызваны отклонения в строении цветка многих видов растений (Лейсле, 1962). Появление ряда аномалий в строении цветка разных декоративных растений было поставлено в связь с избытком азота и с отклонениями в содержании некоторых микроэлементов в почве и объяснено нарушением специфики нуклеиновых и белковых синтезов, происходящих в результате усиления активности рибонуклеазы (Федоров и др., 1969; Школьник, 1974). Наконец, рентгеновским облучением и воздействием четырех химических мутагенов удалось получить более 20 наследственных модификаций строения цветка *Nigella damascena* L. (Фан Фай, 1971; Фан Фай и др., 1976).

При нормальном ходе развития границы норм реагирования устойчивы и чередование органов происходит с четкой последовательностью (рис. 2, *1*), однако эти границы могут быть раздвинуты или сближены в результате мутирования соответствующих генов, определяющих нормы реагирования, или может сместиться во времени состояние компетенции ткани или эффективное состояние индуктора. В итоге в одном органе могут одновременно развиться признаки разных органов, что неизбежно приведет к появлению уродливых форм, химер (рис. 2, *2*).

Приведем два примера, показывающих, что нормы реагирования (т. е. способности ткани реагировать) контролируются на генном уровне и что наследственное изменение этих норм может создать новое сочетание признаков.

В генетическом эксперименте на дрозофиле отбором на способность реагировать (т. е. на норму реагирования) чисто фенотипический эффект воздействия внешних факторов (температура, пары эфира), выражавшийся в изменении строения крыла, на 28-м поколении был генетически закреплен (Waddington, 1957).

Как известно, рога животных — вторичный половой признак у самцов всех видов оленя, кроме северного. У северного оленя признак одного пола стал видовым, характеризующим оба пола. В основе этого явления лежит то обстоятельство, что оба половых гормона, первоначально индуцирующих половые признаки, имеются у каждого из полов, но в разных концентрациях. У особей женского пола концентрация мужского гормона низкая и не может индуцировать развитие рогов. Снижение нижнего порога реагирования ткани (т. е. повышение реактивности тканей к мужскому гормону до уровня той концентрации, которая свойственна самке) превратило мужской признак в видовой. При этом произошло сочетание комплекса женских признаков с признаком наличия рогов (Шмальгаузен,1945).

Для растительных объектов столь четкие примеры отсутствуют. Однако как распространение признака, свойственного одному полу, на оба пола может, по-видимому, трактоваться интересная эмбриологическая особенность, обнаруженная у представителей сем. *Cyperaceae*. Как известно, в процессе макроспорогенеза у всех исследованных покрытосеменных из четырех гаплоидных клеток, образующихся в результате двух мейотических делений, три дегенерируют. При микроспорогенезе редукционные деления завершаются образованием четырех функционирующих микроспор, развивающихся затем в пыльцевые зерна. Только представителям сем. *Cyperaceae* свойственна регулярная дегенерация трех микроспор, и лишь одна образует пыльцевое зерно (Untawale, Makde, 1971; Dunbar, 1973; Nagaraj, Nijalingappa, 1973; Strandhede, 1973). В этом случае мы встречаемся с устойчивой генетически закрепленной особенностью, которую легче всего объяснить наследственным изменением в регулирующей системе.

Из обзора Хеслоп-Харрисона (Heslop-Harrison, 1972) явствует, что экспериментальный подход к морфогенетическим процессам наиболее доступен при изучении определения пола у однодомных растений, имеющих раздельнополые цветки. В то же время очевидны большие трудности, связанные с многообразием способов определения пола у разных растений по времени детерминации признаков в развитии возникающих органов, вероятной ступенчатости этого процесса (Heslop-Harrison, 1964, 1972), по характеру индуцирующих веществ и по их сочетаниям. Однако тератологические гермафродитные цветки у таких растений представляют интерес для понимания сущности тератогенеза. Несомненно, что за разделением цветков по полу следовали дальнейшая их самостоятельная эволюция и приобретение новых признаков. В развитии гермафродитных цветков эти новые признаки иногда сочетаются неожиданным образом. В материалах по обоеполым соцветиям березы, сообщенных А. И. Толстопятенко (1974), имеется интересный факт. Между мужскими и женскими цветками обоеполых соцветий образуется зона перехода с постепенным нарастанием проявления в цветках признаков одного пола и убыванием признаков другого, что создает разнообразие тератологических цветков. В нормальных женских цветках прицветники не развиваются (этот признак блокируется), а на завязи образуется крыловидный вырост. В некоторых тератологических цветках прицветники развивались, но крыловидный вырост образовывался не на завязи, а на прицветниках. Это явление хорошо объясняется рассогласованием морфогенеза в результате нарушений в генетической системе контроля развития: признак «крыловидный вырост» реализовался на том органе, зачаток которого оказался в состоянии компетенции в тот момент, когда приобретали активность гены, определяющие развитие «крыла» на завязи (аналогичные примеры описаны в статье Фан Фая и М. М. Лодкиной, 1977).

Наблюдение за ходом нормального развития растения показывает, что при образовании органов цветка исключается развитие листа, хотя в генотипе заложена возможность его формирования. Если же по тем или иным причинам нарушаются механизмы, блокирующие листовые потенции, и при развитии бугорка на конусе нарастания цветочной почки развяжутся потенции формирования обоих органов одновременно, то можно ожидать листовидности частей цветка. Во всех подобных случаях

нарушения фенотипической реализации генетической программы происходит такое смешение, морфологическое выражение которого трудно предугадать. Возможны многие варианты сочетаний как результат преобладания признаков одного органа или другого. Одно несомненно, что они обусловлены потенциями современных органов с налаженной морфогенетической системой, принадлежащих одному и тому же растению, и потому их нельзя рассматривать как реверсии к предковым формам. В публикуемой в настоящем выпуске статье Фан Фая и Лодкиной (с. 1742) на примере большого разнообразия тератологических модификаций цветка *Nigella damascena* сделана попытка показать невозможность придания тератам филогенетического значения. Однако нельзя полностью отрицать значение тератологических модификаций в раскрытии эволюционного прошлого. Некоторые из них, например изменение числа органов (Heslop-Harrison, 1952), могут сыграть свою роль в этом отношении.

Тщательный генетический анализ тератологических модификаций и сравнительно-морфологическое изучение родственных таксонов могут выявить относительно недавно возникшие морфогенетические преобразования. Что касается реверсий к далеким предкам, то многократные эволюционные преобразования самого генотипа (и в особенности регулирующей системы) делают их весьма маловероятными. Слишком много сопряженных генетических изменений должно произойти, чтобы мог возникнуть отдаленный предковый признак. Хорошо известные случаи атавизмов не противоречат этой точке зрения. Объяснение с позиций генетики явления атавизма мы находим у Шмальгаузена (1964): «О возврате к исходному генотипу, как к пройденному уже этапу исторического развития, вообще не может быть и речи ни в одном конкретном случае. . . Явления настоящего атавизма объясняются, конечно, не восстановлением утраченных генов, что, очевидно, совершенно невозможно, а частичным восстановлением нарушенных состояний в корреляционной системе, определяющей развитие данного органа» (с. 377).

Приведем еще одно подтверждение нашим взглядам в вопросе о возможном значении тератологических модификаций в выяснении эволюционных взаимоотношений между органами. Обращает на себя внимание тот факт, что не любой орган данного растения может проявить себя при нарушениях в системе, контролирующей генетическую программу развития, т. е. не всякие тераты возможны. Неизвестно, например, появление в вегетативных органах признаков, свойственных цветку, кроме случаев образования спорогенной ткани в чашелистиках, наблюдавшихся В. Х. Тутаюк (1952), и приобретения признаков лепестка верхним листом тюльпана (Тутаюк, 1969). До недавнего времени не было известно случаев образования корня в цветке. Правда, позднее об этом было сообщено в работе, посвященной тератологическому цветку *Nymphaea mexicana* (Mohan Ram, Vijay Laxmi Nayyar, 1974). Однако этот удивительный экземпляр еще анатомически не исследован и не объяснен. Не говорит ли такое ограничение в образовании терат, что те органы, которые могут замещать друг друга, связаны общностью происхождения? Попробуем ответить на этот вопрос. Устойчивость листа в формообразовательном отношении свидетельствует, что этот жизненно важный орган обеспечен большой надежностью морфогенетических процессов. Имеется много генетических средств защиты нормального хода развития, что находит свое выражение в высокой степени «канализованности» данного частного пути развития (Шмальгаузен, 1938, 1964; Waddington, 1957). При наличии такой защиты направить ход развития в другое русло очень трудно, как трудно сбить шарик, катящийся по глубокой борозде, соответственно модели Уоддингтона. Кроме того, необходимо иметь в виду также и физическую невозможность реализации органов в несвойственной им обстановке. Так, образованию органов цветка должен предшествовать переход меристемы во флоральное состояние, изменяющий ритм ростовых процессов, баланс ростовых веществ и т. д. Эта своего рода предетерминация является первой ступенью, которая определяет «физиологическое родство»

органов цветка и создает отличие их от корня и других вегетативных органов. Образованию же побега и, вероятно, корня в цветке должна предшествовать дедифференциация, снимающая флоральное состояние, что и происходит в точке роста при израстании цветка или при образовании каллюса. Ограниченность разнообразия тератологических изменений подобна ограниченности изменчивости как наследственной, так и ненаследственной. Совсем не все, что угодно, может образоваться в результате мутаций. Существуют физические и физиологические пределы разнообразия, однако «физиологическое родство» совсем не обязательно совпадает с филоморфогенетическим родством (филоморфогенез — термин Р. Е. Левиной, 1974). Например, стаминодий и семяпочка не имеют общего происхождения, а стаминодий и тычинка — родственные органы; тем не менее все эти три органа объединены первой ступенью дифференциации — флоральным состоянием меристемы. Более того, физиологическое сходство иногда вводит в заблуждение при обсуждении морфологической природы органов. Например, чашелистики и завязь обнаруживают сходство по своему отношению к ауксинам, а тычинки и лепестки объединяет их отношение к гиббереллинам. Если родство тычинок и лепестков можно обсуждать, то родство плодолистиков и чашелистиков весьма сомнительно или по крайней мере весьма отдаленно. Плодолистик и тычинку безусловно роднит то, что они являются генеративными органами в узком смысле этого слова, так как образуют спорогенные клетки вопреки физиологическому несходству.

Приведенные здесь доводы, по-видимому, достаточно убеждают в том, что взаимозаменяемость органов и их физиологическое сходство не могут служить указанием на эволюционное родство и быть использованы для установления гомологии.

При рассмотрении значения тератологии для понимания природы органов цветка и их эволюции особенно важно то, что нарушения в регулирующей системе, приводящие к перекомбинации признаков разных органов, могут иметь генетическую основу (или, возникнув первоначально как фенотипическая модификация, могут быть переведены на генетическую основу). В связи с этим гибридологический анализ тератологических модификаций приобретает большую ценность. Он может способствовать познанию процесса генетического контроля над проявлением признаков, путей возникновения новых признаков и через это пониманию эволюции цветка. Одновременно могут быть выявлены следы недавних эволюционных преобразований. Заметим, что подобно другим мутационным изменениям некоторые тератологические модификации нередко подчиняются закону гомологических рядов Н. И. Вавилова (Вавилов, 1920; Федоров, 1968). Это подтверждает генетическую природу тератологических признаков, а также то, что виды, дающие сходные тераты, сравнительно недавно разошлись в своей эволюции.

До сих пор мы пользовались терминами «тератологические изменения» и «уродливость» как не вызывающими сомнений. Однако следует подумать о более точном понимании этих явлений. Прежде всего в разного рода модификациях мы имеем дело с отклонениями от нормального строения, которые совсем не обязательно уродливы в биологическом или физиологическом отношениях. Просто они нетипичны для вида. Так, например, изменение числа каких-либо частей цветка или увеличение размера одной части могут не наносить ущерба жизнеспособности или фертильности всего цветка. С точки зрения морфологии это будет тератологическим изменением для особей данного вида, но может оказаться нормой для другого вида. Такие примеры обсуждаются в работах Ал. А. Федорова (1958, 1968). Следовательно, понимание уродливости весьма относительно. Здесь мы будем пользоваться термином «тератологическое изменение», как отражающим отклонение от типичного для данного вида выражения признака, равным образом морфологического или физиологического.

Выше мы касались путей возникновения тератологических модификаций и говорили о возможности генетической природы таких терат.

Обратим теперь внимание на то, что среди отклонений от нормального строения могут быть и такие, которые окажутся не только не уродливыми в биологическом смысле этого слова, но, напротив, полезными растению. В таком случае благодаря их наследуемости они будут подхвачены естественным отбором. Например, легко представить себе, что придание «вегетативных» черт строению женского репродуктивного органа могло способствовать лучшему питанию и защите развивающихся семяпочек и семян и таким образом мог возникнуть плодолистик. Наблюдалось, что тычинки *Eupomatia laurina* R. Br. хорошо обеспечивают рассеивание пыльцы ветром благодаря их подвижности и относительно широкой поверхности (Hamilton, 1897; Первухина, 1970). Согласно описанному выше принципу возникновения терат, листовидное строение такой тычинки также могло возникнуть путем «заимствования» признака пластинчатости из числа признаков листа. Аналогичное приобретение тычинкой «от листа» листовидного строения с последующей утратой фертильности могло привести к возникновению венчика. Наследственный характер изменений в регуляторной системе обеспечивает полную возможность для отработки оптимального сочетания признаков в ряду поколений.

Морфология растений, к сожалению, до сих пор нередко живет по законам, сложившимся на основе данных сравнительной морфологии животных и затем примененным к познанию эволюции растений. При этом многие особенности растений выпали из поля зрения, например характер роста, относительно малая интегрированность организма, способность обходиться без полового размножения, когда оно по тем или иным причинам невозможно, распространенность полиплоидии и ряд других. Между тем эти особенности создают не только своеобразие растительного мира, но и более широкие возможности для его эволюции. Так, полиплоидизация способствует достижению полигенного контроля признаков, что обеспечивает бóльшую «надежность» их развития (Шмальгаузен, 1964), а создание дополнительного фонда генетического материала может быть использовано для дальнейших эволюционных перестроек генотипа. К числу особенностей следует отнести также и жизнеспособность тератологических форм, оказывающихся на первых порах стерильными. Переход на другой способ размножения предоставляет возможность для восстановления фертильности, но это иногда требует длительного времени. С уверенностью можно сказать, что формы, возникшие первоначально как тераты, сочетающие в одном органе признаки разных органов, должны были играть в их эволюции определенную роль. Она может быть уподоблена роли гибридизации в эволюции таксонов, приводящей к слиянию фил вместо их дивергенции и нарушающей тем самым «стройность» монофилетической эволюции таксонов. Смешение и перекомбинация признаков неродственных органов, способствуя более быстрому созданию новых вариантов органов, делают в ряде случаев практически невозможными прослеживание гомологии частей цветка и установление их эволюционного родства.

Все сказанное убеждает, как нам кажется, в том, что тератологические изменения могут служить дополнительным материалом для естественного отбора и потому имеют немаловажное значение в эволюции растений.

В связи с этим уместно вспомнить мысль, высказанную Циммерманном в работах, посвященных исследованиям *Pulsatilla*, о возможности сочетания и перекомбинации признаков органов в результате «смещения факторов» или «смещения детерминационного уровня вверх и вниз на точке роста». Этим он объяснил придание лепесткам признаков листочков обвертки или признаков тычинки в его экспериментах (Zimmermann, 1961, 1966). Однако эта гипотеза не получила достаточно широкого отклика среди морфологов, кроме Саттлера, увидевшего в ней рациональное зерно (Sattler, 1966). Идеи Шмальгаузена и Уоддингтона, а также современные представления об эпигенотипе и эпигенетических изменениях, привлеченные нами для объяснения тератологических модификаций, теоретически обосновывают и придают новое звучание предположе-

ния Цимммерманна. Более того, выявляются реальные возможности сочетания признаков органов, не являющихся соседними в онтогенезе и даже вообще неродственными, что значительно обогащает возможности морфологической эволюции.

Рассмотрим теперь, что нового вносят приведенные здесь положения генетики о морфогенетических процессах в представление о природе цветка.

Теломная теория в изложении ее основателя Циммерманна (Zimmermann, 1964) и очищенная от позднейших искажений (Первухина, 1970) гласит, что, начиная с теломного состояния, путем ряда последовательных преобразований сложились современные структуры листа (можно добавить, что эта эволюция совершалась посредством медленного и очень длительного процесса созидания на основе постепенного накопления и отбора мутаций). В то же время репродуктивные теломы прошли параллельно и независимо сходный путь эволюции и потому генеративный побег с р а в н и м с вегетативным побегом, но не имеет с ним близкой гомологии и не является производным последнего.

Достижения генетики дали возможность представить формообразовательный механизм, допускающий смешение признаков неродственных органов — это так называемые эпигенетические процессы, и мутационные преобразования в них. Поэтому вполне реально, что признаки органов одной природы могут быть приданы органам другой природы в морфогенетически «готовом», отработанном виде, минуя постепенный и очень продолжительный путь их параллельного и независимого созидания. Кроме того, это очень рациональный путь максимальной мобилизации внутренних возможностей. В связи с вышесказанным становится очевидным, что листовидные черты мужских и женских органов (или одного из них) могли быть достаточно быстро приобретены на разных ступенях эволюции цветка и совсем не обязательно рассматривать их как первичные для всех покрытосеменных. Поясним эту мысль схемой (рис. 3).

Существующие гипотезы о происхождении цветка имеют главное принципиальное отличие от классической стробильной гипотезы, утверждающей, что все части цветка являются производными фертильного листа. Другие гипотезы различаются в деталях, но их объединяет допущение независимости происхождения репродуктивных органов. По сути дела различие между этими позициями можно свести к разному определению того исторического времени, когда произошло разделение генеративной и трофической функций, так как всеми признается, что первые наземные растения обладали теломами, потенциально способными образовать спорангий. Схема *1* отражает представление об эволюции органов с классических позиций: сначала в эволюции возник лист, еще совмещавший генеративную и трофическую функции, а затем произошло разделение этих функций (расходящиеся стрелки). На схеме *2* показана возможность разделения этих функций на теломном уровне эволюции растений с последующим независимым, но сходным преобразованием стерильных и фертильных систем теломов. На схеме *3* учтена возможность переплетения обоих эволюционных путей, которые привели к созданию современных вегетативных и генеративных органов (стрелки, направленные вверх и вниз). Возможные примеры приобретения признаков вегетативных органов генеративными уже упоминались. Можно предполагать, что обратное «заимствование» оказывается чрезвычайно редким не только из-за вероятной устойчивости вегетативных признаков, но и потому, что какая-либо биологическая польза от такого сочетания сомнительна. Поэтому стрелка, направленная сверху вниз, показана штриховой линией.

Такой подход к рассмотрению природы органов и эволюции цветка позволяет не противопоставлять существующие гипотезы как взаимоисключающие. Весь эволюционный процесс гораздо богаче и сложнее, чем он может быть представлен одной из существующих гипотез. Каждую из них можно рассматривать как отдельную частную эволюционную линию, а всю эволюцию органов растений — как сложное переплетение разных линий, в котором уже стерлись или перемешались былые гомо-

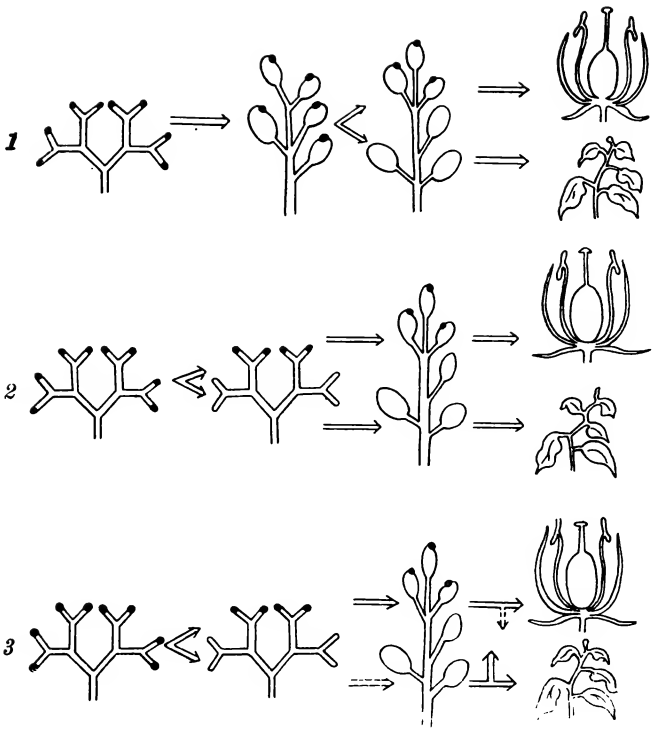


Рис. 3. Схемы эволюции органов наземных растений.

1 — согласно стробильной гипотезе, разделение трофической и генеративной функций между органами произошло после возникновения листа (обозначено расходящимися стрелками); *2* — согласно теломной гипотезе, разделение функций произошло до возникновения листа; *3* — схема эволюции органов по теломной гипотезе с учетом возможности передачи признаков от вегетативных органов к генеративным.

логии. В соответствии с этим меняется и отношение к основе эволюционной морфологии — к «кодексу примитивности» как к универсальному. Все это усложняет выявление глубоких филогенетических связей, но зато многие примеры, вступающие в непреодолимое противоречие с той или иной гипотезой, взятой в отдельности, могут найти свое рациональное объяснение.

В заключение необходимо подчеркнуть, что не следует поощрять стремление рассматривать какую-либо из гипотез как единственно правильную и универсальную и резко отвергать другие. Все гипотезы полезны, и каждая в своей мере реальна. Нужно определить эту меру и быть благодарными их создателям за их вклад в познание эволюции цветка.

Что касается тератологических модификаций, то они едва ли могут служить надежным свидетельством пройденной эволюции органов. Даже в тех случаях, где гомология действительно имеет место, никогда нельзя быть уверенным в том, что те или иные признаки не «прорвались» из другой линии эволюции органов. Тератология в гораздо большей мере является «взглядом вперед», вскрывая возможности для дальнейшей эволюции.

Выражаю свою благодарность Ю. Б. Вахтину за просмотр рукописи и ее обсуждение.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Г. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Вавилов Н. И. (1920). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Тр. III Всерос. съезда по селекции и семеноводству. — Вахтин Ю. Б. (1974). Генетика соматических клеток. — Коновалов И. Н. (1952). Об отклонениях в строении у некоторых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VI., 2. — Корочкин Л. И. (1976а). Действие генов в онтогенезе. — Корочкин Л. И. (1976б). Роль временны́х факторов в регуляции развития. Ж. общ. биол., 37, 2. — Левина Р. Е. (1974). О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции. Бюлл. МОИП, 79, 1. — Лейсле Ф. Ф. (1962). Влияние внешних условий (длины дня) на изменчивость растений и вопрос о природе цветка. Бот. ж., 47, 12. — Лодкина М. М. (1974). Природа цветка с точки зрения

механики развития. Докл. МОИП, зоол. и бот. — Лодкина М. М. (Lodkina M. M.) (1975). Teratological modifications and evolution of flower from genetical point of view. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр., 1 — Лодкина М. М. (1976). О проблеме гомологии органов в связи с ролью терат в эволюции цветка. В сб.: Матер. V моск. совещ. по филогении растений. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1950) О некоторых закономерностях тератологических явлений у *Cineraria hybrida* Wild. Бюлл. МОИП, 56, 6. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Толстопятенко А. И. (1974). Обоеполые соцветия у видов *Betula*. Бот. ж., 59, 12. — Тутаюк В. Х. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. БИН АН СССР, VII, 3. — Тутаюк В. Х. (1969). Тератология цветка. — Фан Фай. (1971). Действие мутагенов на ранние стадии развития зародышей чернушки дамасской. В кн.: Теория химического мутагенеза. М. — Фан Фай, В. С. Андреев, Е. Ф. Мелконова. (1976). Об эволюции цветка *Nigella damascena* L. (*Ranunculaceae*). Бот. ж., 61, 12. — Фан Фай, М. М. Лодкина. (1977). Тератология цветка *Nigella damascena* L. и ее возможное истолкование. Бот. ж., 62, 12. — Федоров Ал. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. Л. — Федоров Ал. А. (1968). Тератология и закон гомологических рядов Н. И. Вавилова. Бот. ж., 53, 4. — Федоров Ал. А., М. Я. Школьник, Н. П. Васильев, Ю. С. Смирнов. (1969). Влияние избытка азота на появление морфологических изменений у декоративных растений и о возможных причинах этого явления. Бот. ж., 54, 12. — Школьник М. Я. (1974). Микроэлементы в жизни растений. — Шмальгаузен И. И. (1938). Организм как целое в его индивидуальном и историческом развитии. — Шмальгаузен И. И. (1945). Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой. Ж. общ. биол., 6, 6. — Шмальгаузен И. И. (1964). Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. — Шмальгаузен И. И. (1969). Проблемы дарвинизма. — Dunbar A. (1973). A review of the ultrastructure and ontogeny of some angyosperm pollen. Grana, 13, 2. — Hallier H. (1902). Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Jahrb. Hamburg. Wiss. Inst., 19, 3. — Hamilton A. G. (1897). On the fertilization of *Eupomatia laurina* R. Br. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 22, 1. — Heslop-Harrison J. (1952). A reconsideration of plant teratology. Phyton, 4, 1—3. — Heslop-Harrison J. (1957). The experimental modification of sex expression in flowering plants. Biol. rev., 32. — Heslop-Harrison J. (1958). The unisexual flower — reply to criticism. Phytomorphology, 8, 1—2. — Heslop-Harrison J. (1964). Sex expression in flowering plants. In: Brookhaven symposia in Biol., 16. Meristems and differentiation. — Heslop-Harrison J. (1972). Sexuality of angiosperms. In: Plant physiology, V. C. — Mohan Ram H. Y., V. S. Jaiswal. (1972). Induction of male flowers on female plants of *Cannabis sativa* by gibberellins and its inhibition by abscisic acid. Planta, 105, 3. — Mohan Ram N. Y., Vijay Laxmi Nayyar. (1974). A case of reversion of flower of *Nymphaea mexicana* to vegetative condition. Curr. Sci., 43, 9. — Nagaraj M., B. H. M. Nijalingappa. (1973). Embryological studies in *Cyperus alopecuroides* Rottb. Proc. Ind. Acad. Sci., 77, B, 6. — Sattler R. (1966). Towards more adequate approach to comparative morphology. Phytomorphology, 16, 4. — Strandhede S.-O. (1973). Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). II. Cytokinesis and microspor degeneration. Bot. notiser, 126, 2. — Untawale A. G., K. H. Makde. (1971). Gametophytes of *Cyperus alternifolius* Linn. Curr. Sci., 40, 12. — Waddington C. (1957). The strategy of the genes. London. — Zimmermann W. (1934—1935). Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla*. Flora, 29. — Zimmermann W. (1961). Phylogenetic shifting of organs, tissues and phases in Pteridophytes. Canad. Journ. bot.,39, 6. — Zimmermann W. (1964). Die Telomtheorie. Stuttg. — Zimmermann W. (1966). Kritische Beiträge zu einem biologischen Problem. VII. Die Hologenie. Zeitschr. für Pflanzenphysiologie, 54, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Поступило 17 II 1977.

SUMMARY

Teratological modifications are interpreted as a result of disturbances in the system inductor — reacting tissue, which may follow the changes in the genetic programme of development, or may be provoked by some unspecific factors altering the phoenotypic realization of this genetic programme. The minor significance of the terata for the discovery of the evolutionary way, covered in the past, is argued, even for the cases when they are genetically stimulated, because in such modifications, as a rule, not the ancestral features are manifested, but the individual features of that same plant, blocked in the developmental process and changed as a result of deviation of morphogenetic process. Possible significance of the described examples of disturbances in the genetic programme of development for the evolution of plant organs, that led to the formation of flower, is noted.

УДК 581.46 : 581.2 : 582.675

Фан Фай, М. М. Лодкина

ТЕРАТОЛОГИЯ ЦВЕТКА *NIGELLA DAMASCENA* L. И ЕЕ ВОЗМОЖНОЕ ИСТОЛКОВАНИЕ

PHAN PHAI, M. M. LODKINA. THE TERATOLOGY OF THE *NIGELLA DAMASCENA* L. FLOWER AND ITS POSSIBLE INTERPRETATION

Дается описание 30 вариантов тератологических изменений цветка *Nigella damascena* L., полученных путем экспериментального мутагенеза. Все это разнообразие форм объяснено несколькими процессами, изменяющими ход морфогенеза цветка. Обсуждается возможность использования описанных отклонений для интерпретации природы органов цветка с разных теоретических позиций.

Тератологические изменения органов растений, особенно если они затрагивают область цветка, необыкновенно заманчивы для морфолога. Они непременно вселяют надежду заглянуть в эволюционное прошлое органов и почти осязаемо представить себе вероятные предковые формы. Это желание вполне естественно, так как в познании природы цветка еще много спорного и много вопросов ждет своего разрешения. Однако недостаточное знание процессов, определяющих возникновение уродств, при большом желании видеть в них свидетельства прошлого нередко приводит исследователей к переоценке значения структурных ненормальностей для эволюционной морфологии. От этой крайности предостерегает работа Дж. Хеслоп-Харрисона (Heslop-Harrison, 1952); также представление об ограниченности их значения для восстановления картины эволюции следует из трактовки тератологических форм с точки зрения генетики развития (Лодкина, 1974, 1975, 1976, 1977). В связи с этим особенно интересны тератологические изменения, вызванные воздействием мутагенов. Поскольку в этих случаях оказывается затронутой наследственная основа, эти отклонения от нормального строения приобретают наибольшее значение для познания морфологической эволюции.

Среди многих растений, использовавшихся в работах по экспериментальному мутагенезу, *Nigella damascena* оказалась наиболее интересным объектом благодаря своей удивительной податливости воздействиям и способности давать многообразные отклонения от нормального строения цветка. Поэтому полученная одним из авторов уникальная коллекция морфологических отклонений могла бы послужить своеобразным тестом для проверки справедливости разных мнений о значении тератологии для познания путей эволюции. Ценность этого объекта заключается еще и в том, что на его примере оказывается возможным анализировать различные типы отклонений, возникшие в рамках одного вида, даже одной популяции, т. е. практически в результате воздействия на одну и ту же наследственную основу. В связи с этим вполне оправдано стремление использовать это богатое разнообразие форм для выяснения природы цветка.

В ряде предшествовавших работ сообщались результаты гибридологического анализа многих из этих изменений. В них прослежено поведе-

ние новых признаков цветка в потомстве, подтверждена генетическая природа изменений, показано, что в ряде случаев путем анализа доминирования удается выявить вероятный относительный эволюционный возраст того или иного признака. Например, можно было высказать предположение, что признак «многонектарниковость» моложе нормального соотношения числа тычинок и нектарников в цветке, а «многолепестковость», напротив, старше нормальной малочисленности лепестков; если сопоставлять «многонектарниковость» и «многолепестковость» между собой, то оказывается, что первый из этих признаков доминирует над вторым, что указывает на более молодой возраст признака «многонектарниковость». Вместе с другими генетическими данными это подтвердило, что нектарники — более позднее образование по сравнению с лепестками и тычинками (Фан Фай, 1971, 1972; Фан Фай, Андреев, 1974; Фан Фай и др., 1975, 1976).

Немного о методике. В качестве мутагенных факторов использовались рентгеновское облучение и четыре химических мутагена: этиленимин, нитрозометилмочевина, диэтилсульфат и триметилфосфат. Обработке подвергались сухие семена, пыльцевые зерна и завязи с еще не оплодотворенными и уже оплодотворенными семяпочками (т. е. мужские и женские гаметы и зародыши на ранних стадиях эмбриогенеза). Подробнее с методикой можно ознакомиться в работах Фан Фая (Фан Фай, 1971; Фан Фай, Андреев, 1976).

В результате проведенных опытов были получены мутации, затрагивающие равным образом вегетативные и генеративные органы. В этой статье предметом обсуждения послужат тератологические изменения цветка.

В таблице дается описание нормального цветка *Nigella damascena* и приведена морфологическая характеристика 30 вариантов тератологических отклонений. Следует заметить, что во всех вариантах, кроме двух, чашелистики не претерпевают изменений.

Анализ 30 вариантов аномалий, встретившихся в опытах по экспериментальному мутагенезу у *N. damascena*, позволяет рассматривать это разнообразие фактов как результат изменения морфогенеза цветка вследствие нарушений в генетической программе развития. Развитие цветка можно представить себе состоящим из двух сочетающихся процессов: ритмичного заложения одного за другим примордиев бокового органа и периодической смены характера их дальнейшего развития, зависящего от генетически регулируемой индукции. Число примордиев, развивающихся одинаково, должно отражать продолжительность активности соответствующего индуктора. В связи с этим представлением некоторые из описанных тератологических вариантов можно легко объяснить таким нарушением в регулирующей системе, благодаря которому оказалась ненормально продленной индукция развития лепестков (см. таблицу, 8, 9, 13, 30[1] — рис. 2*, 12, 3*, 4*), нектарников (3—5, 7, 10 — рис. 5*, 2, 7*, 7), плодолистиков (9, 15—17 — рис. 12, 11), нектарников и тычинок (6 — рис. 3) и, наконец, лепестков, нектарников и тычинок (2 — рис. 6*).

В нормальном морфогенезе цветка переход от развития органов одной категории к органам другой происходит резко. При этом одновременно блокируется развитие предшествующих органов и индуцируется развитие последующих. В вариантах 5, 6 и 11 (рис. 2—4) мы встречаемся с нарушением этого согласования. Переход совершается постепенно, что выражается в образовании ряда переходных форм от лепестков к нектарникам и от лепестков к тычинкам.

Варианты 3, 5, 7, 8, 9, 10, 31 (рис. 5*, 2, 7*, 2*, 7, 12) демонстрируют задержку блокирования формирования органов какой-либо одной категории. В варианте 2 (рис. 6*) задерживается смена органов двух категорий, в результате чего развивается ненормально большое число тех или

[1] Здесь и далее цифры — номер варианта в таблице.

Описание нормального и тератологически измененных цветков
Nigella damascena L.

Варианты	Характеристика цветка	Ссылка на рисунки
	Нормальный цветок	
1	Чашелистиков 5, лепестков 5, белые, цельнокрайные, нектарников 10, короткие, черные; тычинок около 30; синкарпный гинецей состоит из 4—5 плодолистиков с прямыми, прямостоящими рыльцами	1[2] (рис. 1—13, вклейка)
	Тератологические цветки	
2	Лепестков больше 10 в трех кругах, нормальные: нектарников до 80, черные, среди них несколько белых лепестковидных; тычинки вдвое короче нормы, 30—35, фертильны; плодолистиков 5	6*
3	Лепестки нормальные, 5; нектарников до 140, нормальные; тычинок 18—20, нормальные, фертильные; плодолистиков 5	5*
4	Лепестки в норме, нектарников больше 100; тычинок нет; апокарпная завязь из 5 плодолистиков, рыльца гребенчатые	—
5	Лепестки нормальные, 5; нектарников 100—120, среди них есть лепестковидные, белые и есть переходные формы к тычинкам; тычинки нормальные, фертильные, больше 10, плодолистиков 5	2
6	Лепестки в норме; нектарников около 24, черные; после них 25—26 переходных форм к тычинкам; тычинок около 50; гинецей в норме	3
7	Лепестки нормальные, 5; нектарников 180—200; тычинок нет; гинецей нормальный	7*
8	Лепестков 30—40, белые с зубцами; нектарников нет, тычинок 15—20, гинецей нормальный	2*
9	Лепестки зеленые, листовидные, число превышает норму; нектарников втрое больше нормы; тычинок нет; плодолистиков около 15, несросшихся друг с другом, удлиненных, со спирально скрученными гребенчатыми рыльцами	12
10	Лепестки в норме; нектарников около 30 в двух кругах; тычинок нет, на их месте 6—7 зеленых, лепестковидных по форме элементов, некоторые с зубцами, некоторые почти замкнутые (переход к плодолистикам); плодолистиков нормальных нет	7
11	Лепестки все белые, из них 9 нормальных, в последующих 9, 12 и 18 возрастает изрезанность пластинки и сужается ее нижняя часть (переход к тычинкам); тычинки нормальные, 30; гинецей состоит из 5 неполностью сросшихся друг с другом плодолистиков	4 5
12	Цветок «курчавый»: очень много белых лепестковидных элементов, расчлененных на узкие доли с длинной, узкой базальной частью; тычинок 2—3 с маленькими стерильными пыльниками; плодолистиков 5 без рылец (кроме одного), несросшиеся друг с другом	
13	Лепестков 20—30 в трех кругах, нормальной окраски, за ними до 40 листовидных зеленых элементов; нектарников нет, гинецей нормальный	3*
14	Лепестки в норме, нектарники в норме, тычинок нет, на их месте дополнительный круг незамкнутых плодолистиков с открыто сидящими семяпочками; следующий круг плодолистиков образует восьмичленный синкарпный гинецей с отогнутыми прямыми рыльцами	10
15	Лепестки в норме, нектарники в норме, тычинки стерильные; плодолистиков около 8, несросшиеся друг с другом	—
16	Лепестки нормальные, нектарников нет, тычинок нет; гинецей состоит из двух кругов плодолистиков. Первый круг — несросшиеся друг с другом, с открыто сидящими семяпочками; второй круг — 5 сросшихся в синкарпную завязь плодолистиков с гребенчатыми, спирально скрученными рыльцами	—
17	Лепестки в норме, нектарников нет, тычинок нет; вместо них 5—6 отогнутых вниз, неполностью замкнутых плодолистиков с семяпочками на поверхности и со спирально скрученными рыльцами; за ними синкарпная завязь из 7 сросшихся плодолистиков со спирально скрученными рыльцами	11
18	Лепестков нет или они листовидны (пластинка шире, чем у листа); нектарников нет; 2 круга плодолистиков: 11—12 листовидные, незамкнутые, с открыто сидящими семяпочками (завязывают семена при опылении рыльца), 8—12 образуют синкарпный гинецей	6

[2] Звездочкой отмечены номера рисунков из статьи Фан Фая с соавторами, опубликованной в «Ботаническом журнале» (т. 61, № 12, 1976).

Продолжение

Варианты	Характеристика цветка	Ссылка на рисунки
19	Лепестки в норме; нектарников 2 круга, за ними около 10 коротких лепестковидных элементов с тупой, имеющей надрезы верхушкой (вероятно, «видоизмененные» нектарники). Из центра цветка выходит новый цветонос с «махровым» зеленым цветком, состоящим из листовидных образований	13
20	Чашелистики с укороченной и расширенной средней частью и загибающимися кверху долями («курчавые»), за ними 10 образований, похожих на плодолистики, затем 13 еще более похожих на плодолистики со спирально скрученными узкими окончаниями («рыльцами»); тычинок 5; гинецей состоит из двух синкарпных завязей с разной степенью срастания плодолистиков, со спирально закрученными рыльцами	9
21	Листовидный элемент с семяпочками у основания	8
22	Лепестки и нектарники в норме, тычинки тоже нормальные, но одна приросла к шву между плодолистиками. Гинецей из трех плодолистиков, из которых один короче других	—
23	Лепестков 5, нормальные, нектарников — 8—10, немного расширенных; тычиночные нити короче нормы, отогнуты вниз. Гинецей нормален	—
24	Лепестки в норме, нектарников 1 круг, тычинки в несколько кругов, короткие, стерильные; гинецей нормальный, рыльца спирально закрученные	—
25	Лепестки в норме, нектарников нет, тычинок 2—3, стерильные; плодолистики на гинофоре, плохо сросшиеся друг с другом, неполностью замкнутые	—
26	Хлорофильный мутант. Лепестки нормальные, белые, нектарников мало, желтые, тычинок 4—5, стерильные; гинецей удлиненный, на гинофоре, из пяти сросшихся плодолистиков с прямыми рыльцами	—
27	Лепестки и нектарники в норме; тычинки нормальные, кроме одной, у которой имеется 1 пыльник и 3 семяпочки; гинецей синкарпный из 4-х плодолистиков с загнутыми гребенчатыми рыльцами	—
28	Хлорофильный мутант. 5 желтых шиловидных лепестков, нектарников 8—10, желтые, немного удлиненные; тычинок много, тычиночные нити длинные, тонкие, пыльники маленькие, пыльца стерильная; плодолистики на гинофоре, рылец 5, семяпочки стерильны	—
29	Растение имеет только два вегетативных побега, на верхушке которых листовидные элементы и укороченные междоузлия создают подобие махрового цветка	—
30	Махровый цветок, состоящий из одних лепестков	4*
31	Лепестки и нектарники в норме, тычинок 43, гинецей нормален	—

иных элементов. В варианте 30 (рис. 4*) блокирована индукция развития органов всех категорий, кроме лепестков. Все закладывающиеся примордии развиваются в лепестки (махровый цветок).

Увеличение числа органов какой-либо категории иногда является следствием преждевременности их индукции, когда еще не полностью блокировано развитие предшествовавших элементов цветка и еще не в полной мере создалась компетенция зачатков к этой новой индукции. При этом примордии, оказывающиеся под таким двойным воздействием, развиваются ненормально. Это лучше всего выражается в образовании дополнительного круга плодолистиков перед формированием нормальной завязи (16—18 — рис. 11, 6).

В варианте 19 (рис. 13) представлено израстание точки роста цветка в новый цветочный побег.

Изучение нарушений в строении цветка *Nigella damascena* позволяет, кроме того, предположить независимое управление некоторыми признаками, в нормальном цветке развивающимися одновременно, например появление структуры, характерной для плодолистика, и образование семяпочек. В нашем распоряжении есть форма, у которой все элементы от чашелистика до тычинок имеют расширенную, даже почти округлую

нижнюю часть с тенденцией к завертыванию краев и узкую вытянутую верхнюю часть, подобную рыльцу, склонную спирально закручиваться. Несмотря на сходство с плодолистиками, эти структуры не содержат семяпочек. Отличают их также меньшие размеры и варьирование в степени смыкания краев, длине и закрученности «рылец» (20 — рис. 9). Можно думать, что в результате нарушений в наследственной программе признак «плодолистиковости» реализовался дважды. Один раз его развитие было спровоцировано преждевременно, еще до образования тычинок, а другой раз — «на своем месте» при формировании нормального гинецея. Этот второй период совпадает с заложением семяпочек.

Такую же независимость проявляет образование семяпочек. Если в норме оно строго приурочено к формированию плодолистиков, то в только что описанном случае произошло рассогласование и «плодолистик» развивался без семяпочек, а в других случаях, напротив, семяпочки образовывались не на плодолистиках, а на листоподобных органах, совсем не проявляющих способности к заворачиванию и смыканию краев (или имеющих слабую склонность к этому; 21, 18 — рис. 8, 6). Семяпочки образовывались иногда на тычинке вместо одного из пыльников (27).

Независимыми и весьма активными признаками, «прорывающимися» через разные «запреты», являются признаки листа. Они придают листоподобие и зеленую окраску лепесткам (18 — рис. 6), тычинкам и нектарникам (13 — рис. 3*) и плодолистикам (10, 21 — рис. 7, 8). Независимо работает и признак зубчатости верхнего края, сочетающийся со структурой и лепестков, и нектарников (8, 11, 13, 19 — рис. 2*, 4, 3*, 13). Не удается установить прочных корреляций и для признака гребенчатости верхней части плодолистика и спирального закручивания его. Эти признаки могут возникать на стерильных элементах (20 — рис. 9).

Явным нарушением ростовых процессов (что само по себе может быть генетическим признаком, мутацией) является карликовость тычинок или чрезмерная их удлиненность и истонченность, а также образование гинофора. Все это, вероятно, происходит за счет усиленного интеркалярного роста. Также ненормальностями роста можно объяснить и два цветкообразных побега.

Поскольку еще живучи представления о тератах как о реверсиях, имеющих значение для познания эволюции органов, есть смысл попытаться оценить коллекцию тератологических форм нашего объекта с этих позиций. Рассмотрим несколько фактов.

Листоподобие могут приобретать все органы, но это проявление листовой природы настолько разнообразно, что невозможно себе представить, какого типа мог быть тот искомый предковый лист (ср. рис. 6, 7, 8, 3*).

Нектарники склонны давать лепестковидные замещения (5, 19 — рис. 2, 13), что, казалось бы, выявляет их лепестковое происхождение, но в том же цветке встречаются переходные формы от нектарников к тычинкам (5), на основании чего их можно было бы трактовать как структуры, производные от тычинок. Если бы такое различие обнаружилось у растений, принадлежащих к разным видам, то можно было бы предполагать разное происхождение нектарников у этих видов. Однако благодаря упомянутым выше преимуществам нашего объекта такое объяснение исключается.

Тычинки могут давать переходы как к нектарникам, о чем только что шла речь, так и к лепесткам (11 — рис. 4) и могут замещаться плодолистиками (17, 11).

Плодолистики бывают незамкнутыми, что наводит на мысль об их былой пластинчатости (10, 14, 17, 18 — рис. 7, 10, 11, 6), но вместе с тем встречаются почти замкнутые образования, не являющиеся плодолистиками (20 — рис. 9), которые никто не согласится расценивать как плодолистики в прошлом. Этот пример лишний раз показывает, что идея о реверсиях легко может повлечь за собой предвзятость подхода и часто может быть лишена строгой объективности.

В заключение можно сказать, что факты тератологических изменений цветка *N. damascena* сами по себе еще слишком мало говорят о природе органов цветка. В них проявляются признаки, свойственные органам этого же растения, и потому они не могут рассматриваться как реверсии к предковым формам и на этом основании служить прямым указанием на путь становления цветка в эволюции. Опыт гибридологического анализа показал, что необходимы дальнейшие генетические исследования тератологических модификаций и экспериментальное их изучение, чтобы выявить генетическую основу морфогенеза цветка и с этой стороны приблизить нас к познанию его эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Л о д к и н а М. М. (1974). Природа цветка с точки зрения механики развития. Докл. МОИП, зоол. и бот. — Л о д к и н а М. М. (L o d k i n a M. M.) (1975). Teratological modifications and evolution of flower from genetical point of view. Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр., 1. — Л о д к и н а М. М. (1976). О проблеме гомологии органов в связи с ролью терат в эволюции цветка. В кн.: Матер. V моск. совещ. по филогении растений. — Л о д к и н а М. М. (1977). Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития. Бот. ж., 62, 12.— Ф а н Ф а й. (1971). Действие мутагенов на ранние стадии развития зародышей чернушки дамасской. В кн.: Теория химического мутагенеза : 69—75. — Ф а н Ф а й. (1972). Экспериментальное вызывание мутаций на ранних стадиях онтогенеза у чернушки дамасской. В кн.: Химический мутагенез и создание селекционного материала : 194—202. — Ф а н Ф а й, В. С. А н д р е е в. (1974). Эффект действия рентгеновых лучей на зиготу и проэмбрио у чернушки дамасской. Сб. матер. 1-й радиобиологич. конф. соц. стран (ЧССР). — Ф а н Ф а й, В. С. А н д р е е в. (P h a n P h a i, V. S. A n d r e e v), (1976). Cytogenetical effects of chemical and physical mutagenes on developing embryos of *Nigella damascena* L. Acta agronomica sci. Hung., 25, 3—4. — Ф а н Ф а й, В. С. А н д р е е в, Е. Ф. М е л к о н о в а. (1975). О происхождении отдельных элементов цветка у *Nigella damascena* L. Тез. XII Междунар. бот. конгр., 1.— Ф а н Ф а й, В. С. А н д р е е в, Е. Ф. М е л к о н о в а. (1976). Об эволюции элементов цветка *Nigella damascena* L. (*Ranunculaceae*). Бот. ж., 61, 12. — H e s l o p - H a r r i s o n J. (1952). A reconsideration of plant teratology. Phyton, 4, 1—3.

Институт биологии развития
им. Н. К. Кольцова АН СССР,
Москва,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 17 II 1977.

SUMMARY

Thirty variants of teratological modifications of *Nigella damascena* flowers obtained after the administration of different mutagenes are described. The variability of forms is likely to be a result of a limited number of processes leading to abnormal flower morphogenesis and may be interpreted as arising due to some disturbances in the genetical programme of flower development. It is shown, that the interpretation of these malformations as a reversion to the ancestral forms is invalid.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581.9 : 631.4

Л. И. Домрачева

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЧВЕ

L. I. DOMRACHEVA. THE STUDY OF SPATIAL DISTRIBUTION OF ALGAE IN SOIL

Изучены некоторые особенности распределения водорослей в дерново-подзолистой почве суходольного луга. Показано, что характер распределения зависит от выбранных размеров учетной площади и величины пробных площадок. При большой учетной площади на распределение водорослей влияют различные экологические факторы, а при малой оно определяется прежде всего их биологическими особенностями, в частности характером размножения.

Для изучения взаимоотношений организмов в ценозе, влияния на них эдафических факторов и при сравнении различных природных экосистем важнейшее значение имеет выявление характера размещения этих биологических объектов. При анализе пространственного размещения определенного вида или элементов мозаики подбирают закон, согласно которому осуществляется то или иное размещение (Василевич, 1969, 1972).

Водоросли являются постоянным компонентом любых почвенных ценозов. Между тем еще мало изучены пространственная микроструктура сообщества почвенных водорослей, степень ее мозаичности. При любом количественном анализе почвенных водорослей по существу предполагается, что они имеют случайное распределение. Действительно, наиболее исследованным вариантом распределения биологических объектов (микроорганизмов, высших растений, беспозвоночных и т. д.) по площади является случайное распределение. При этом полагают, что организм имеет одинаковую возможность оказаться в любой точке пространства, *такова же и вероятность его отсутствия. Когда на каком-то* участке находится значительно меньше организмов, чем их могло бы быть здесь по объективным показателям, т. е. событие имеет очень малую вероятность, распределение сравнивают с пуассоновским. Когда же число организмов приближается к возможному максимуму, распределение их биномиальное, а при группировке результатов около средних значений — нормальное.

Мы провели анализ распределения почвенных водорослей на суходольном лугу на учетной площади 100 м^2 при размере почвенных монолитов 20 см^3. Пробы отбирались рендомизировано в 24 точках территории, и численность водорослей в каждой пробе подсчитывалась отдельно.

Водоросли, рассеянные в толще почвы, развиваются независимо друг от друга. Принято считать, что сообщества почвенных водорослей, как и планктон, представляют скорее топографическое, чем экологическое, единство и относятся к «блуждающему» типу растительности (Forest, 1962; Reisigl, 1963). Правда, исследования последних лет приносят все больше данных о наличии ценотических взаимодействий в микробных ассоциациях почвы, в том числе и в группировках почвенных водорослей (Штина, Голлербах, 1976).

Поскольку количество водорослей зависит от большого числа разнообразных факторов (тип почвы, влажность, pH, солевой состав, аэрация,

температура, биотические связи и т. д.), то его можно рассматривать как случайную величину. Это дает основание высказать предположение, что распределение водорослей среди почвенных частиц подчиняется нормальному закону. При этом можно сослаться на теорему А. М. Ляпунова о том, что если случайная величина ξ представляет сумму очень большого числа взаимно независимых величин $\xi_1, \xi_2, \ldots, \xi_n$, влияние каждой из которых на сумму ничтожно мало, то она имеет распределение, близкое к нормальному.

$$W(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\sigma^2}},$$

где $W(x)$ — плотность распределения вероятностей, x — случайная величина (в данном случае количество водорослей); $\bar{x}$ — среднее значение; σ — среднее квадратическое отклонение; e — основание натурального логарифма.

Для статистической проверки гипотезы о согласии экспериментального распределения с нормальным (распределение Гаусса) был использован критерий Пирсона χ^2. Этот критерий считается одним из самых строгих и надежных критериев согласия, применяемых к сгруппированным данным, и поэтому полностью отвечает условиям нашей задачи. Для критерия Пирсона вычисляют величину χ_q^2, характеризующую уклонение экспериментального распределения от предполагаемого, по формуле

$$\chi_q^2 = \sum_{i=1}^{m} \frac{(n_i - np_i)^2}{np_i},$$

где p_i — теоретические вероятности попадания в данный класс определенного количества водорослей; n_i — число точек луга, имеющих одинаковое количество водорослей; n — общее количество проб; m — число классов.

Если гипотетическое распределение нормальное, значения p_i находят из таблиц. Предварительно случайная величина x_i (количество водорослей) нормируется. Величина допустимого отклонения зависит от выбранной доверительной вероятности или уровня значимости и числа степеней свободы k, определяемых как разность числа классов m и условий c, накладываемых на подбираемое распределение: $k=m-c-1$.

Величина доверительной вероятности выбрана равной 0.95 (уровень значимости 0.05).

Соответствующее значение χ_q^2 для найденного из эксперимента χ^2 определяется по таблице распределения χ^2. Если найденное из эксперимента значение χ_q^2 меньше табличного, то делается вывод, что экспериментальная функция распределения согласуется с гипотетической.

Результаты вычислений представлены в табл. 1 и 2. В табл. 1 приведены данные для определения среднего количества водорослей $\bar{x}$, которое вычисляется по формуле

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{m} n_i x_i,$$

x_i — ненормированное количество водорослей, полученное в результате составления вариационного ряда; z_i — нормированная случайная величина; $\sigma^2 = \frac{1}{n-1}\left[\sum n_i x_i^2 - \frac{(\sum n_i x_i)^2}{n}\right]$ — несмещенная оценка для дисперсии.

Среднее количество водорослей $\bar{x}=119\,500$, а $\sigma^2=34.16$.

Для определения согласованности экспериментальных данных с теоретическими находится нормированная функция Лапласа (интеграл вероятности) по формуле

$$\Phi(z_i) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_0^z e^{-\frac{t^2}{2}} dt.$$

ТАБЛИЦА 1

Определение среднего количества водорослей
и несмещенной оценки дисперсии

x_i	n_i	$n_i x_i$	x_i^2	$n_i x_i^2$	$x_i - \bar{x}$	$z_i = \frac{x_i - \bar{x}}{\sigma}$
68.5	3	205.5	4692.25	14077.0	—51.0	—1.490
93.5	6	561.0	8742.25	52453.0	—26.0	—0.761
118.5	7	829.5	14042.25	98296.0	—1.0	—0.029
143.5	4	574.0	20592.25	82369.0	24.0	0.703
168.5	3	505.5	28392.25	85177.0	49.0	1.434
193.5	1	193.5	37442.25	37442.0	74.0	2.166

ТАБЛИЦА 2

Определение уровня значимости
(согласованности экспериментальных данных с теоретическими)

z_i	$\Phi(z_i)$	p_i	np_i	n_i	$n_i - np_i$	$(n_i - np_i)^2$	$\frac{(n_i - np_i)^2}{np_i}$
—1.49	—0.4319	0.1555	3.732	3	0.732	0.536	0.144
—0.76	—0.2764	0.2644	6.346	6	0.346	0.120	0.019
—0.03	—0.0120	0.2700	6.480	7	0.520	0.270	0.042
0.70	0.2580	0.1656	3.974	4	0.030	0.0009	0.0002
1.43	0.4236	0.0612	1.469	3	1.530	2.341	0.780
2.17	0.4848	0.0	0.0	1		—	—

Результаты вычислений (табл. 2) показывают, что экспериментальное распределение удовлетворительно согласуется с теоретическим, причем величина $P(\chi^2 \geqslant \chi_q^2) = 0.6$ (рис. 1)

$$\chi_q^2 = 0.9855, \; k = 5 - 3 = 2.$$

Для более полного выявления степени мозаичности группировок почвенных водорослей был выбран участок суходольного луга, лишенный растений, площадью 1 м². Трансекты закладывались по периметру этого квадрата, причем размер пробной площадки был 1 см²; каждая пробная площадка вплотную примыкала к соседней. Пробы отбирались почвенным буриком и имели объем 1 см³. Всего было отобрано и просчитано 100 образцов.

Одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли (по классификации Э. А. Штиной, Ch-форма и X-форма) содержались во всех повторностях, и их количество колебалось от 7600 до 205 300 клеток.

Диатомовые водоросли (B-форма) содержались в 59 пробах (с колебанием количества от 7600 до 53 200 клеток), нитчатые зеленые и желтозеленые (H-форма) — в 7, синезеленые (P-форма) — в 2, гетероцистные синезеленые (N-форма) — в одной пробе.

Следовательно, фактическое размещение различных экологических групп в данной почве таково, что подобрать соответствующую теоретическую модель распределения можно только для Ch-, X- и B-форм. Все нитчатые водоросли зеленые, желтозеленые и синезеленые встречались лишь в единичных пробах, хотя и в значительном количестве. Так, содержание синезеленых водорослей достигало 60 800, а зеленых и желтозеленых — 258 000 клеток в 1 г.

Из-за столь малой встречаемости нельзя провести никакую статистическую обработку количественных данных этих групп водорослей. Складывается парадоксальная ситуация: математическая обработка результатов невозможна без увеличения количества образцов, может быть, даже до 1000 (а с таким числом проб не справится ни один исследователь), и в то же время именно эти жизненные формы становятся эдификаторами

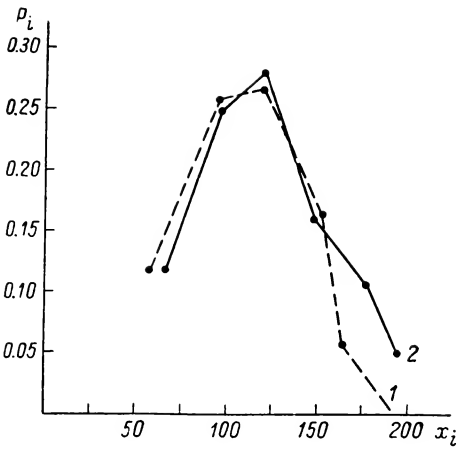


Рис. 1. Теоретическое (*1*) и выборочное (*2*) распределение количества водорослей по площади.

По оси абсцисс — количество водорослей (тыс. клеток в 1 г абсолютно сухой почвы), *по оси ординат* — вероятность и частота попадания данного количества водорослей (x_i) в i-й класс.

наземных водорослевых ценозов в периоды «цветения» почвы. H-форма при достаточной влажности и затенении образует поверхностные порошковидные сухие налеты; P-форма может образовывать на поверхности тонкие кожистые пленки; N-форма представлена наземными макроскопическими талломами (Штина, Голлербах, 1976), поэтому для этих групп водорослей, по-видимому, возможен анализ их размещения только при «цветении» почвы.

Для одноклеточных зеленых, желтозеленых и диатомовых водорослей были построены гистограммы частот встречаемости площадок, которые имеют одинаковое количество водорослей (рис. 2 и 3). По оси абсцисс откладывалось не абсолютное значение, а условная величина, полученная путем деления количества водорослей на 7600 — минимальное содержание водорослей в 1 г. Таким образом, на оси абсцисс первой гистограммы (рис. 2) мы получили ряд цифр от 1 до 27 (максимальное содержание водорослей Ch- и X-форм превышает минимальное в 27 раз); для гистограммы B-формы (рис. 3) этот ряд колеблется от 0 до 7.

Модальные классы на обеих гистограммах смещены в левую часть. Такая асимметричность гистограмм указывает на отклонение размещения водорослей от случайного, причем асимметричность гистограммы Ch- и X-форм выражена сильнее, чем для диатомовых водорослей. Но Ch- и X-формы встречаются на каждой площадке, а B-форма (подвижные диатомовые водоросли, способные к самостоятельной миграции в почве) отсутствуют в 41 пробе.

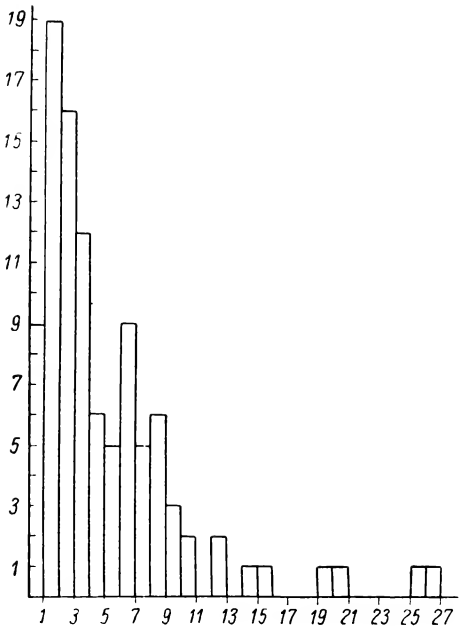
Существует несколько методов оценки равномерности распределения организмов, отклонения его от случайного. Мы выбрали показатель Морисита (Morisita, 1959)

$$I_\delta = q \sum_{i=1}^{q} \frac{n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)},$$

где q — общее число площадок; n_i — число особей на площадке; N — общее число особей на площадках. $I_\delta = 1$, когда вид распределен по Пуассону, $I_\delta < 1$ при равномерном распределении и $I_\delta > 1$ при контагиозном (групповом) распределении.

Оказалось, что $I_\delta = 1.6$ для Ch- и X-форм, а для B-формы $I_\delta = 1.29$, т. е. в обоих случаях показатель Морисита больше единицы и данное распределение безусловно является контагиозным.

Таким образом, при исследовании размещения водорослей в почве мы нашли и нормальное, и контагиозное распределения. Вероятно, в первом случае, когда размеры пробной площадки сравнительно велики, внутри нее оказываются несколько «пятен» (скопления водорослей) и участки, лишенные водорослей. При изготовлении навески для подсчета водорослей, когда вся почва пробы тщательно растирается и просеивается, происходит выравнивание, сглаживание неоднородного их размещения. Также сглаживается «пятнистость» при обработке результатов по всем площадкам, и неслучайное размещение выглядит случайным. Кроме того, в пределах 100 м^2 на развитие водорослей оказывают существенное



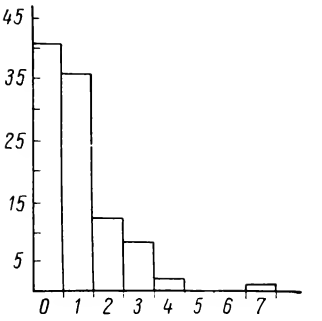


Рис. 3. Гистограмма распределения диатомовых водорослей.

Рис. 2. Гистограмма распределения зеленых и желтозеленых водорослей.

Здесь и на рис. 3 *по оси абсцисс* — количество водорослей (условные единицы), *по оси ординат* — частота встречаемости.

влияние колебания гидротермических, агрохимических, световых и других факторов, в частности нанорельеф (Кабиров, Минибаев, 1976). Площадь в 1 м^2 столь мала, что обычно на ней почти не проявляется изменчивости условий среды. Принимаем гипотезу: отклонение от случайности в распределении вида указывает, что жизненное состояние или выживаемость этого вида определяется одним или немногими факторами среды (Грейг-Смит, 1967).

Вероятно, во втором случае контагиозное распределение является следствием биологических особенностей водорослей. При размножении зеленых и желтозеленых водорослей клетки в большинстве случаев остаются рядом друг с другом, не имея подвижных стадий. Вследствие неустойчивой влажности среды обитания у многих почвенных водорослей отсутствуют зооспоры, а жгутиковые формы обладают слабой подвижностью (Голлербах, Штина, 1969). Конечно, перемещение их возможно, например, с помощью почвенных беспозвоночных, вместе с током дождевых вод и т. д. Но агрегирование преобладает над рассеиванием. Диатомовые водоросли, которые могут двигаться самостоятельно, с одной стороны, менее скучены, с другой — отсутствуют на многих учетных площадках, т. е. следствием их движения является менее контагиозный характер распределения.

Описать данное контагиозное распределение полностью с помощью математических формул пока невозможно, как это часто не удается сделать и в геоботанике. Но анализ найденного размещения явно показывает, что главным фактором, определяющим микроструктуру сообщества почвенных водорослей на небольшой территории, является характер их размножения.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, 1. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Кабиров Р. Р., Р. Г. Минибаев. (1976). О влиянии нанорельефа на особенности пространственного распределения почвенных водорослей. Бот. ж., 61, 3. — Штина Э. А., М. М. Голлербах. (1976). Экология почвенных водорослей. — Forest H. S. (1962). Analysis of the soil algal community. Trans. Amer. Microsc. Soc., 81, 2. — Morisita M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac.

Sci. Kyushu Univ., ser. E. Biol., 2. 4. — Reisigl H. (1963). Über die Verteilung der Bodenalgen in der Gipfelstufe der Ötztaler Alpen. Ber. Naturwiss. Vereins Innsbruck, 53.

Кировский сельскохозяйственный институт.

Получено 15 III 1977.

УДК 582.951.4 : 581.144.4 : 581.5

В. Н. Савин, В. Ф. Николенко

ИЗМЕНЕНИЕ ЖАРОСТОЙКОСТИ ЛИСТЬЕВ ТОМАТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОЗРАСТА И ЯРУСНОСТИ

V. N. SAVIN, V. F. NIKOLENKO. HEAT TOLERANCE CHANGES IN TOMATO LEAVES DEPENDING ON THEIR AGE AND TIER.

Изучалось изменение жаростойкости листьев томатов в зависимости от их возраста и ярусности при выращивании растений в контролируемых условиях. Мерой жаростойкости служила температура, подавляющая интенсивность фотоиндуцированной хемилюминесценции хлорофилла в листьях. Показано, что жаростойкость листьев томатов различных ярусов изменяется в процессе их онтогенеза и достигает максимума на 18—26 сутки развития листа каждого яруса. У одинаковых по собственному возрасту листьев жаростойкость возрастает с увеличением снизу вверх ярусности заложения листьев на растении.

Проблема определения жаростойкости растений представляет большой практический интерес. Существует значительное количество разнообразных методов ее определения. П. А. Генкель с сотрудниками предложили метод определения жаростойкости растительной ткани по изменению вязкости протоплазмы клеток (Генкель, Цветкова, 1950; Генкель, Марголина, 1951). На основании цитофизиологического анализа теплоустойчивости растительных клеток В. Я. Александров (1955) выделил в качестве критерия жаростойкости клеток подавление движения протоплазмы. При изучении различных степеней теплового повреждения клеток он показал, что нарушение и прекращение движения протоплазмы являются более ранним и чутким признаком повреждения, чем такие показатели, как подавление плазмолиза, прекращение аккумуляции прижизненных красителей в вакуолях, изменение свечения флюорохромов при наблюдении в люминесцентном микроскопе. Метод определения жаростойкости, основанный на учете выхода из тканей водно-растворимых веществ в раствор, окружающий испытуемую ткань, получил развитие в работах П. С. Беликова и Т. В. Кирилловой (1959) и Т. В. Олейниковой (1964).

Б. Н. Тарусов с сотрудниками (Тарусов, 1966; Китлаев, 1969; Джанумов, 1971) предложили хемилюминесцентный метод оценки жаростойкости растений, основанный на явлении фотоиндуцированного свечения пигментированных органов и тканей растений (Strehler, 1951; Strehler, Arnold, 1951). Хемилюминесцентный метод заключается в том, что при помощи фотометрической установки специальной конструкции получают кривую зависимости интенсивности фотоиндуцированной хемилюминесценции (ХЛ) листьев растений от нарастающей с определенной скоростью температуры. Показано, что температура, при которой наступает резкое угнетение интенсивности ХЛ, коррелирует с жаростойкостью растения в целом. Преимуществом данного метода является его экспрессность, так как на одно измерение затрачивается около 5 мин., а также возможность количественной оценки жароустойчивости. Однако, несмотря на большую перспективность, данный метод не получил широкого распространения в практике, так как методика определения жаростойкости растений путем регистрации температурной зависимости фотоиндуцированной ХЛ листьев отработана еще недостаточно полно.

Следует иметь в виду, что качество оценки образцов по признаку жаростойкости во многом будет зависеть от методики выбора пробных листьев от исследуемых растений. Листовая серия растений представляет собой качественно неоднородный метамерный ряд, структурные и физиологические различия которого определяются как индивидуальным развитием растения, так и ярусностью положения конкретного листа на стебле и его возрастом. Согласно теории Н. П. Кренке о циклическом старении и омоложении растений (Кренке, 1940; Гупало, 1969), листья разных ярусов при отсчете их снизу вверх имеют не только разный собственный, но и разный абсолютный возраст. Изучению изменения жаростойкости листьев растений в зависимости от их возраста и ярусности расположения посвящен ряд работ (Максимов, Можаева, 1944а, б; Баданова, 1957; Горбань, 1961, 1962; Генкель, Барская, 1962; Олейникова, Углов, 1962; Попова, 1968). Однако существует известное расхождение в данных об изменениях жаростойкости листьев как в процессе их собственного онтогенеза, так и в процессе онтогенеза растения в целом.

В работах Н. А. Максимова, Л. В. Можаевой (1944а, б) и К. А. Бадановой (1957) было показано увеличение вязкости протоплазмы листьев и их жаростойкости в связи с непрерывно идущим старением растения. Вместе с тем П. А. Генкель и Е. И. Барская (1962) отмечают, что жаростойкость листьев по мере старения растения изменяется не монотонно, а по этапам онтогенеза растения и они оказываются наиболее термочувствительными в фазу бутонизации и цветения растения. И. С. Горбань (1961, 1962) и А. И. Попова (1968) считают, что изменение жаростойкости листьев связано главным образом с интенсивностью их роста и не зависит от ярусности расположения и возраста растения.

Поскольку условия выращивания растений в поле не являются постоянными, то листья, образующиеся на растении в различное время, неизбежно формируются при различных внешних условиях. Поэтому при проведении опыта в полевых условиях не представляется возможным дифференцировать влияние ярусности листорасположения и влияние внешних условий на становление жаростойкости листьев. Решить эту задачу можно в контролируемых условиях при неизменных в течение всего онтогенеза растения фотопериоде, мощности светового потока, влажности воздуха, температуре и т. д.

В связи с вышеизложенным для дальнейшей отработки методики отбора пробных листьев нами были проведены исследования по изучению изменения жаростойкости листьев томатов в зависимости от их собственного возраста, ярусности и возрастного состояния растений при выращивании их в контролируемых условиях при искусственном освещении.

Материал и методика

Опыты проводили на томатах сорта Пушкинский 1853. Из оригинальной популяции были отобраны два морфобиологических типа растений: тип ксерофитного растения, выделенного в Агрофизическом НИИ (АФИ) при многолетней светокультуре и называемого в дальнейшем в работе репродукция АФИ, и тип мезофитного растения, выделенного на Крымской опытной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и в дальнейшем называемого в работе репродукция ВИРа. Ранее нами было показано, что томаты репродукции АФИ являются более устойчивыми к действию высоких температур, чем томаты репродукции ВИРа (Савин, Николенко, 1977). Растения выращивали в осветительных установках с использованием ламп ДРЛФ-400 при освещенности 20 000—25 000 лк на уровне верхушек растений при продолжительности светового периода 18 час. и температуре 25—28° и продолжительности темнового периода 6 час. при температуре 17—20°.

Для анализа нами были взяты листья с 3-го по 8-й ярусы при отсчете ярусов снизу вверх. Абсолютный возраст листа отсчитывался от момента высадки проросших семян на постоянное место в вегетационные сосуды.

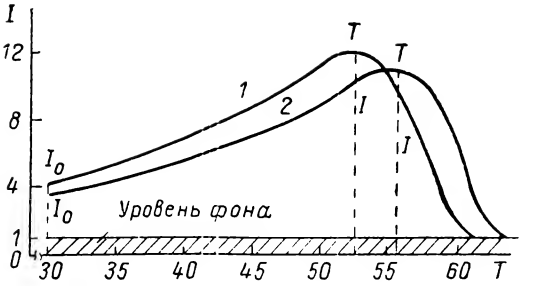


Рис. 1. Термограммы фотоиндуцированной ХЛ листьев томатов 8-го яруса при собственном возрасте листьев 24 суток.

1 — томаты репродукции ВИРа, *2* — АФИ.

На оси абсцисс — температура листьев (Т, °С), *на оси ординат* — интенсивность фотоиндуцированной ХЛ (отн. ед.).

Собственный возраст листа отсчитывался от его «старта». За старт листа нами условно выбрано состояние, когда его длина составляла около 1 см. Так как лист томатов имеет сложное строение, то в опыт брались только доли средней части листа. Определялась средняя жаростойкость листьев с 10 растений.

Возбуждение и регистрацию фотоиндуцированной ХЛ листьев проводили по методике, описанной нами ранее (Савин, Николенко, 1977; Архипов, Николенко, 1977). Источником возбуждающего света служила лампа накаливания 20 Вт (СЦ-61); интенсивность света равнялась 6.4 мВт/см^2, длительность светового импульса $5 \cdot 10^{-3}$, темновой промежуток $5 \cdot 10^{-2}$ с. В качестве приемника ХЛ использовали фотоумножитель ФЭУ-79 с охлаждением проточной водопроводной водой. Регистрировали интегральный световой поток, определяющийся спектральной чувствительностью ФЭУ-79 (300—820 нм). Питание ФЭУ-79 осуществляли высоковольтным стабилизированным источником ВС-22; сигнал с ФЭУ-79 после усиления на импульсном спектрометрическом усилителе УИС-2М подавался на двухкоординатный самопишущий прибор ПДС-021М, производящий запись в двух координатах: по оси x — температура листа (° С), по оси y — интенсивность ХЛ листа (относительные единицы; интенсивность фона условно принята за единицу). Скорость монотонного изменения температуры составляла 10°/мин в интервале температур 30—60°. Температуру листа регистрировали электротермометром с использованием микротермистора МТ-54 конструкции В. Г. Карманова.

При анализе полученных термограмм учитывались: интенсивность ХЛ при 30° (I_0), максимальная интенсивность ХЛ (I) и температура (T), при которой наступало резкое снижение интенсивности ХЛ (рис. 1). Мерой устойчивости листьев служила величина T.

Результаты

Рассмотрим изменение жаростойкости в зависимости от ярусности листорасположения, сравнивая листья одного и того же собственного возраста. Анализ табл. 1 показывает, что одновозрастные листья различных ярусов имели неодинаковую устойчивость к высоким температурам, а именно: чем выше ярус листа, тем выше его жаростойкость. Так, у листьев 3-го яруса растений репродукции АФИ при первом определении устойчивости, когда их собственный возраст был равен 12 суткам, термоустойчивость ХЛ была минимальной и равнялась 48.6°, тогда как у 12-суточных листьев 8-го яруса она составила 52.0°. Дальнейший анализ табл. 1 показывает, что при собственном возрасте листьев каждого яруса, равном 24, 36 и 48 суткам, эта закономерность не меняется.

Рассмотрим изменения жаростойкости листьев каждого яруса в процессе их онтогенеза. Определение устойчивости листьев каждого яруса через 12 дней после первого определения показало, что листья всех ярусов увеличили свою устойчивость к высоким температурам. У листьев 3-го яруса растений той же репродукции она стала 51.6°, а у листьев 8-го яруса — 55.6°. Вместе с тем жаростойкость листьев всех ярусов не возрастает монотонно в процессе развития листа, а проходит через максимум (рис. 2). Определение жаростойкости листьев разных ярусов в последу-

ТАБЛИЦА 1

Устойчивость листьев различных ярусов томатов репродукции АФИ и ВИРа к высоким температурам

Дата измерения	Ярус листа	Возраст листа, сутки		Температура, при которой наступает резкое угнетение интенсивности ХЛ	
		абсолютный	собственный	репродукция АФИ	репродукция ВИРа
Февраль 13	3	23	12	48.6±0.24	47.4±0.38
15	4	25	12	48.8±0.30	48.1±0.22
17	5	27	12	49.5±0.39	48.8±0.20
19	6	29	12	50.6±0.40	49.1±0.15
21	7	31	12	51.4±0.26	50.1±0.10
23	8	33	12	52.0±0.42	50.7±0.42
25	3	35	24	51.6±0.15	48.7±0.26
27	4	37	24	52.1±0.40	49.3±0.33
29	5	39	24	53.4±0.31	50.4±0.25
Март 2	6	41	24	54.1±0.18	51.2±0.26
4	7	43	24	54.9±0.21	52.0±0.25
6	8	45	24	55.6±0.27	52.6±0.45
8	3	47	36	51.2±0.54	49.0±0.10
10	4	49	36	51.6±0.20	49.6±0.42
12	5	51	36	52.0±0.23	50.0±0.18
14	6	53	36	52.7±0.53	50.3±0.44
16	7	55	36	53.6±0.43	51.3±0.44
18	8	57	36	54.0±0.38	52.1±0.49
20	3	59	48	48.3±0.57	— *
22	4	61	48	49.7±0.32	— *
24	5	63	48	50.4±0.39	48.5±0.52
26	6	65	48	50.7±0.44	48.9±0.39
28	7	67	48	51.4±0.38	49.9±0.30
30	8	69	48	52.2±0.26	50.6±0.29

* Измерения не проводились, так как к этому времени листья опали.

ющие сроки, когда собственный возраст листьев равнялся 36 и 48 суткам, показало, что устойчивость их снижается: у листьев 3-го яруса она упала соответственно до 51.2 и 48.3°, а у листьев 8-го яруса до 54.0 и 52.2°.

Проведенные опыты еще раз подтвердили выявленную нами ранее бо́льшую жаростойкость томатов репродукции АФИ по сравнению с томатами репродукции ВИРа (Савин, Николенко, 1977). Анализ табл. 1 показывает, что на всех этапах онтогенеза растений томаты репродукции ВИРа менее устойчивы. Однако изменение жаростойкости листьев как в процесс их онтогенеза, так и в процессе онтогенеза растения в целом имеет те же закономерности, которые были отмечены при анализе растений репродукции АФИ. Во все периоды вегетации растений одновозрастные листья более высоких ярусов оставались более устойчивыми, чем листья нижних ярусов. В процессе собственного онтогенеза листьев их жаростойкость также проходит через максимум (рис. 3).

ТАБЛИЦА 2

Устойчивость листьев томатов репродукции АФИ различных ярусов к высоким температурам, определенная в один день

Ярус листа	Возраст листа, сутки		Температура, при которой наступает резкое угнетение интенсивности ХЛ
	абсолютный	собственный	
4	39	26	53.7±0.26
5	39	24	53.4±0.31
6	39	22	53.1±0.18
7	39	20	52.6±0.22
8	39	18	52.2±0.14

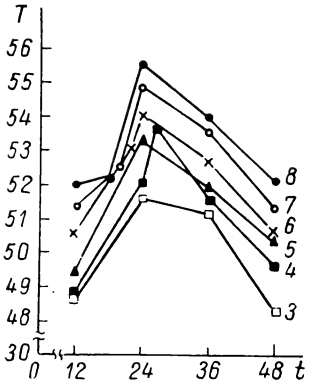


Рис. 2. Жаростойкость листьев томатов репродукции АФИ в зависимости от их возраста и ярусности.

Здесь и на рис. 3 номер кривой соответствует номеру яруса листорасположения.

На оси абсцисс — собственный возраст листьев t (сутки); *на оси ординат* — температура, при которой наступает угнетение интенсивности ХЛ (T, °С).

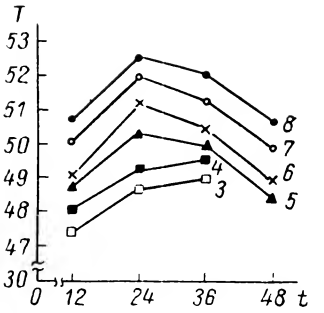


Рис. 3. Жаростойкость листьев томатов репродукции ВИРа в зависимости от их возраста и ярусности.

В табл. 2 представлена устойчивость листьев томатов репродукции АФИ различных ярусов к высоким температурам, определенная в один день (29 II).

Как видно из табл. 2, на данную дату самыми устойчивыми оказываются листья 4-го яруса, а самыми неустойчивыми — 8-го.

В связи с этим регистрация жаростойкости листьев разных ярусов при определении в один день может привести к неправильному выводу об истинной зависимости их жаростойкости от ярусности листорасположения и возраста. В действительности, собственный возраст листьев каждого яруса при определении жаростойкости в один день был разным при одинаковом абсолютном возрасте. Если же сравнивать одинаковые по собственному возрасту листья разных ярусов, то, как было отмечено выше при анализе табл. 1, чем выше ярус заложения листа, тем выше его устойчивость.

Следует отметить, что информативной в отношении устойчивости различных растений к высоким температурам является не только температура падения интенсивности ХЛ, но и интенсивность ХЛ при относительно низкой температуре (I_0), а также максимальная интенсивность ХЛ (I). На рис. 1 представлены термограммы фотоиндуцированной ХЛ листьев томатов 8-го яруса при собственном возрасте листьев, равном 24 суткам. Из рисунка видно, что более устойчивому сорту томатов репродукции АФИ соответствуют более низкие интенсивности свечения. Действительно, для репродукции АФИ значение температуры падения интенсивности ХЛ равно $55.6 \pm 0.27°$, а значения интенсивностей равны 3.6 ± 0.31 и 10.9 ± 0.75 отн. ед., тогда как для растений репродукции ВИРа значение температуры падения интенсивности ХЛ равно $52.6 \pm 0.45°$ и значения интенсивностей равны 4.1 ± 0.25 и 12.0 ± 0.60 отн. ед. Дальнейшие исследования должны показать, не является ли эта корреляция случайной, характерной только для двух изученных групп растений.

Обсуждение

Как уже было сказано в начале статьи, ряд авторов развивают представление о том, что жаростойкость листьев зависит от фазы онтогенеза растения. Так например, Генкель и Барская (1962), определяя устойчивость листьев по вязкости протоплазмы, установили факт падения вязкости протоплазмы листьев некоторых травянистых растений в фазу бутонизации и цветения. Т. В. Олейникова и П. Д. Углов (1962) отмечают, что у большинства изученных сортов яровых пшениц устойчивость

клеток снижается в период формирования колоса, однако степень ее снижения у разных сортов разная. По данным И. С. Горбань (1961, 1962), теплоустойчивость листьев возрастает при переходе растений к цветению, что связано с замедлением роста листьев.

Отмеченные в литературе противоречия, с нашей точки зрения, могут быть связаны с тем, что авторы при измерении жаростойкости разных листьев не учитывали ярусности расположения и возраста того или иного листа и момент цветения мог совпасть с отбором для анализа менее жаростойких листьев. Например, в наших опытах цветение растений томатов репродукции АФИ пришлось на 29 II—2 III и к этому времени максимума жаростойкости достигли листья 5-го и 6-го ярусов, а листья 7-го и 8-го ярусов достигли максимума устойчивости уже после цветения. Цветение у томатов репродукции ВИРа наступило несколько позже и пришлось на 4—6 III; у этих растений листья 5-го и 6-го ярусов достигли максимума устойчивости до цветения растений, листья 7-го и 8-го ярусов— в момент цветения, а листья 3-го и 4-го ярусов — уже после цветения.

В опытах, проведенных Бадановой (1957), Поповой (1968) и Д. А. Джанумовым (1971) при исследовании жаростойкости листьев растений в один день, авторы сделали вывод, что листья нижних ярусов являются более жаростойкими, чем листья верхних ярусов. Однако из этих данных нельзя делать вывод о том, что листья нижних ярусов всегда более устойчивы, так как при определении жаростойкости в один день листья разных ярусов имеют разный собственный возраст, при этом листья нижнего яруса имеют больший собственный возраст и поэтому оказываются более устойчивыми. Несомненно жаростойкость листьев различных ярусов зависит от интенсивности их роста. В исследованиях Горбань (1961, 1962, 1972) показано, что молодые растущие листья верхних ярусов оказываются менее теплоустойчивыми по сравнению с закончившими рост листьями нижних ярусов при регистрации теплоустойчивости в один день. Однако, как показали наши данные, если сравнивать одинаковые по собственному возрасту листья, то их жаростойкость возрастает с увеличением ярусности заложения листьев на растении снизу вверх. Так как возраст листа складывается из двух составляющих — из возраста растения и собственного возраста листа, то при отборе листьев для анализа жаростойкости разных форм и сортов растений необходимо учитывать как абсолютный, так и в особенности, собственный возраст листа, и для объективной оценки растений по признаку жаростойкости отбираемые листья должны быть одного яруса и одного собственного возраста.

Таким образом, жаростойкость листьев в онтогенезе растения развивается по циклам в соответствии с циклическим ходом старения и омоложения растения. В онтогенезе листа жаростойкость его меняется не монотонно, а имеет сложный характер, описываемый одновершинной кривой, имеющей восходящую и нисходящую ветви. Если рассмотреть восходящую часть кривой и брать листья, одинаковые по собственному возрасту, то и жаростойкость будет определяться их собственным возрастом и увеличиваться снизу вверх в соответствии с ярусностью заложения листьев на растении. Следовательно, по свойству жаростойкости лист нового яруса уже от момента возникновения является более старым, чем лист предыдущего яруса.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. Бот. инст. АН СССР, 10. — Архипов М. В., В. Ф. Николенко. (1977). Биофизические методы оценки состояния генетических структур клеточных ядер и устойчивости растений к факторам внешней среды. Докл. ВАСХНИЛ, 3. — Баданова К. А. (1957). Изменение устойчивости растений к высоким температурам в зависимости от их возраста. В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М. — Беликов П. С., Т. В. Кириллова. (1959). Динамика выделения веществ как показатель теплоустойчивости растительной ткани. Изв. ТСХА, отд. биол., 6 (31). — Генкель П. А., Е. И. Барская. (1962). Изменение вязкости протоплазмы в онтогенезе некоторых

травянистых растений в связи с засухоустойчивостью. Бот. ж., 47, 6. — Генкель П. А., К. П. Марголина. (1951). О вязкости протоплазмы и жароустойчивости вегетативных и генеративных органов у растений. ДАН СССР, 76, 4. — Генкель П. А., И. В. Цветкова. (1950). Влияние солей на вязкость протоплазмы и жароустойчивость растительных клеток. ДАН СССР, 74, 6. — Горбань И. С. (1961). Изменения теплоустойчивости растительных клеток в процессе роста листа. Цитология, 3, 2. — Горбань И. С. (1962). О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. Цитология, 4, 2. — Горбань И. С. (1972). Возрастные изменения устойчивости растительных клеток к различным повреждающим агентам. Бот. ж., 57, 10. — Гупало П. И. (1969). Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — Джанумов Д. А. (1971). Исследование влияния экстремальных факторов среды на растения методом фотоиндуцированной хемилюминесценции. Автореф. канд. дисс. М. — Китлаев Б. Н. (1969). Длительное послесвечение и термоустойчивость растений. Автореф. канд. дисс. М. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — Максимов Н. А., Л. В. Можаева. (1944а). Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. 1. Изменение проницаемости и вязкости плазмы в клетках чешуй лука и кочанов капусты. ДАН СССР, 42, 5. — Максимов Н. А., Л. В. Можаева. (1944б). Возрастание изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. 2. Изменения проницаемости и вязкости в клетках листьев конских бобов и овса. ДАН СССР, 42, 6. — Олейникова Т. В. (1964). Методические указания по определению жаростойкости сортов злаков по степени проницаемости протоплазмы для электролитов. — Олейникова Т. В., П. Д. Углов. (1962). Теплоустойчивость протоплазмы клеток у ряда сортов яровой пшеницы. Бот. ж., 47, 3. — Попова А. И. (1968). Теплоустойчивость клеток листьев различных ярусов у кукурузы. Изв. Отд. биол. наук АН Тадж. ССР, 3 (32). — Савин В. Н., В. Ф. Николенко. (1977). Внутрисортовая изменчивость томатов сорта Пушкинский 1853 по жаростойкости. Физиол. и биохим. культ. раст., 9, 2. — Тарусов Б. Н. (1966). Биофизический метод оценки температурной устойчивости сельскохозяйственных растений. Сельхоз. биол., 1, 2. — Strehler B. L. (1951). The luminescence of isolated chloroplasts. Arch. Biochem. Biophys., 34. — Strehler B. L., W. A. Arnold. (1951). Light production by green plants. J. Gen. Physiol., 34.

Агрофизический
научно-исследовательский
институт ВАСХНИЛ,
Ленинград.

Получено 14 VII 1977.

УДК 58 (575.4) (018)

А. Бабаев, Г. С. Каленов

ДЕШИФРИРОВАНИЕ ПО АЭРОСНИМКАМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПУСТЫНЬ ЗАПАДНОГО ТУРКМЕНИСТАНА

A. BABAYEV, G. S. KALENOV. INTERPRETATION OF AEROPHOTOGRAPHS OF VEGETATION OF WESTERN TURKMENISTAN DESERTS

На примере песчаных массивов Мешедкум и Ханбаагы, расположенных на западе Туркмении, показаны особенности дешифрирования растительности на аэроснимках среднего и мелкого масштабов. Установлено, что некоторые виды растений (*Tamarix ramosissima*, *Lycium ruthenicum*) отчетливо выделяются на аэроснимках и хорошо дешифрируются. Большинство других видов (*Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *Astragalus ammodendron*, *Carex physodes* и др.) дешифрируются по косвенным признакам, главным образом по их местоположению в рельефе. С целью усовершенствования и упрощения процесса дешифрирования растительности составлен дешифровочный ключ.

Как известно, характеристика территории района, где перспективными планами намечено хозяйственное развитие, должна быть получена до составления соответствующих проектов. Традиционным является получение информации путем обследования местности наземными методами. Стоимость таких работ чрезвычайно высока, а точность недостаточна. Применение материалов аэрофотосъемки в подобных исследованиях может значительно повысить достоверность информации о всей территории. Для того чтобы увеличить эффективность применения аэрометодов в пустыне, необходимо разработать детальную методику дешифрирования

аэроснимков для ее отдельных регионов, которые существенно отличаются друг от друга вследствие разных природных условий.

В связи с этим нами была поставлена задача — изучить растительный покров западного Туркменистана с применением материалов аэрофотосъемки и разработать методику дешифрирования и картирования растительности. В этом отношении данный район изучен слабо. Между тем западный Туркменистан является районом газовых и нефтяных месторождений и располагает значительными землями древнего орошения, которые с проведением Каракумского канала в ближайшем будущем могут быть использованы в сельском хозяйстве. Кроме того, в данном районе имеются обширные пастбища для отгонного животноводства.

Ранее проведенные исследования показали, что аэроснимки масштабов 1 : 10 000—1 : 25 000 являются наиболее удобными для картографирования растительных группировок (Харин, 1965; Виноградов, 1966; Бабаев, 1973). По аэроснимкам масштабов 1 : 2000—1 : 5000 легче выявляются дешифровочные признаки отдельных растений. Для картографирования же растительных сообществ очень крупные масштабы не подходят, так как большое число аэроснимков усложняет работу и затрудняет одновременно возможность обзора значительной площади на картах. В связи с этим нами было проведено опытное картирование растительности западного Туркменистана с использованием аэроснимков масштабов 1 : 17 000 и 1 : 39 000 на нескольких ключевых участках. Методика и результаты дешифрирования иллюстрируются на примере двух участков.

На участках был проведен следующий комплекс работ: 1) предварительное дешифрирование аэроснимков, 2) полевое эталонирование, 3) экстраполяция дешифровочных признаков, 4) выборочный полевой контроль, 5) окончательное дешифрирование и составление карт.

В камеральных условиях на фотосхемах и репродукциях накидного монтажа выделяли типичные аэрофотоизображения и по ним описывали дешифровочные признаки.

Полевые исследования растительного покрова района включали рекогносцировку территории, закладку ландшафтных профилей и пробных площадей. Профили и пробные площади были заложены в наиболее типичных растительных группировках опытного участка и поэтому являлись своеобразными «ключевыми» участками изучаемой территории. На пробных площадях (размером от 0.3 до 1.0 га) были детально описаны рельеф, растительность, почвы. Были закартированы кроны кустарников, измерены их высоты и диаметры. Таким образом, были выявлены прямые дешифровочные признаки растительности — тон, рисунок и форма изображения.

Косвенными дешифровочными признаками являются взаимосвязи растительности с другими элементами ландшафта (рельеф, почвенно-грунтовые условия). Для выявления этих связей были использованы экологические профили, которые пересекли основные растительные группировки. Работы на профилях проведены комплексной группой специалистов. В результате этих работ пробные площади и профили получили полное описание. В полевых условиях уточняли геоботанические карты, составленные камеральным способом.

При геоботаническом картографировании успешно применяли метод внутриландшафтной экстраполяции; он заключается в выделении участков с аналогичным фотоизображением и последующим перенесением на них результатов изучения детально дешифрированного участка (Виноградов, 1966). Затем был проведен выборочный полевой контроль, при котором уточнялась экстраполяция.

В послеполевой камеральный этап систематизировали собранный материал и обобщали признаки дешифрирования.

После тщательной обработки всех полученных материалов дешифрирования составляли окончательную геоботаническую карту опытного участка.



Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Исследования проведены на Мешедском песчаном массиве и на песках Ханбаагы (рис. 1). Массив Мешедских песков расположен на юго-западе Туркмении вблизи отрогов Западного Копетдага.

Установлено, что Мешедские пески являются продуктом переработки дельтовых отложений реки Атрек, мощность которых составляет от 25 до 350 м (Дурдыев, 1969). В облике ландшафтов массива, особенно в его восточной половине, обращает на себя внимание развитие овражной сети. Основными формами рельефа Мешедских песков являются крупные с асимметричными склонами гряды, преимущественно меридионального направления.

В настоящее время большая часть поверхности песков Мешедского массива хорошо закреплена растительностью. Лишь западная кромка песков вблизи населенных пунктов разбита, и здесь наблюдаются участки барханных образований. Хорошему зарастанию Мешедских песков способствуют относительно благоприятные климатические условия. По опубликованным данным (Мягков, 1961), массив Мешедских песков расположен в субтропическом районе. Средняя годовая температура воздуха здесь составляет 16.3°; средняя температура самого холодного месяца (январь) равна 4.3°, а самого теплого (август) — 28°. Абсолютный максимум температуры 47°, абсолютный минимум — 23°. Продолжительность безморозного периода в среднем 236 дней. Из среднегодовой суммы осадков 236 мм на холодный период приходится 143, на теплый — 93 мм.

Растительный покров Мешедского песчаного массива в литературе освещен слабо (Прозоровский, 1940; Родин, 1963). Лишь в последнее время появилась более обстоятельная сводка растительности этого района (Каленов, 1973).

Растительный покров Мешедских песков прежде всего характеризуется чрезвычайной бедностью видового состава кустарников и полукустарников. Нами отмечено всего лишь 3 вида кустарников: *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *C. microcarpum*. Высота их редко превышает 1—1.5 м. Однако обилие их, особенно *S. richteri*, значительное.

Из полукустарников здесь можно отметить *Astragalus ammodendron*, также встречающийся в значительном обилии (общее проективное покрытие растений достигает 12—15%); они и создают основной фон растительного покрова западной части Мешедского массива.

Травяной ярус в западной и центральной частях Мешедского массива образован главным образом *Carex physodes* и разнообразными эфемерами. Из последних назовем *Eremopyrum buonapartis*, *Bromus tectorum*, *Koelpinia linearis*, *Lappula semiglabra*, *Senecio subdentatus*, *Scabiosa olivieri* и др.

Из многолетних трав встречаются *Aristida karelinii*, *A. pennata*, приуроченные преимущественно к обарханенным и полузакрепленным вершинам гряд и бугров.

На основе проведенных исследований в изученном районе выделены следующие растительные группировки.

Растительность барханных песков. Барханы встречаются только вблизи населенных пунктов и на отдельных вершинах крупных гряд и бугров. Здесь преобладает ассоциация Aristida karelinii. На аэроснимках она четко выделяется благодаря резко выраженным обарханенным формам эолового рельефа. Барханные формы рельефа на аэроснимках имеют светло-серый тон. Растительность разреженная. Кусты селина представлены разбросанными точками светлого тона (раз-

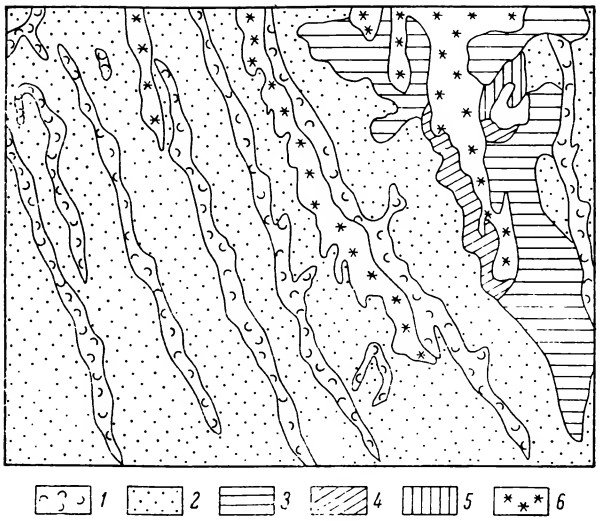


Рис. 2. Фрагмент карты растительности песков Ханбаагы (юго-западный Туркменистан) М. 1 : 17 000.

Сообщества: *1* — Aristida karelinii на обарханенных вершинах гряд, *2* — Salsola richteri+Calligonum setosum—Aristida pennata+Carex physodes на склонах гряд и в межгрядовых понижениях, *3* — Tamarix ramosissima+Lycium ruthenicum+L. turcomanicum на опесчаненных такыровидных поверхностях, *4* — Tamarix ramosissima+Lycium turkomanicum—Lagonychium farctum—Alhagi persarum на опесчаненных такыровидных поверхностях, *5* — Alhagi persarum—Lagonychium farctum на опесчаненных такыровидных поверхностях, *6* — такыры.

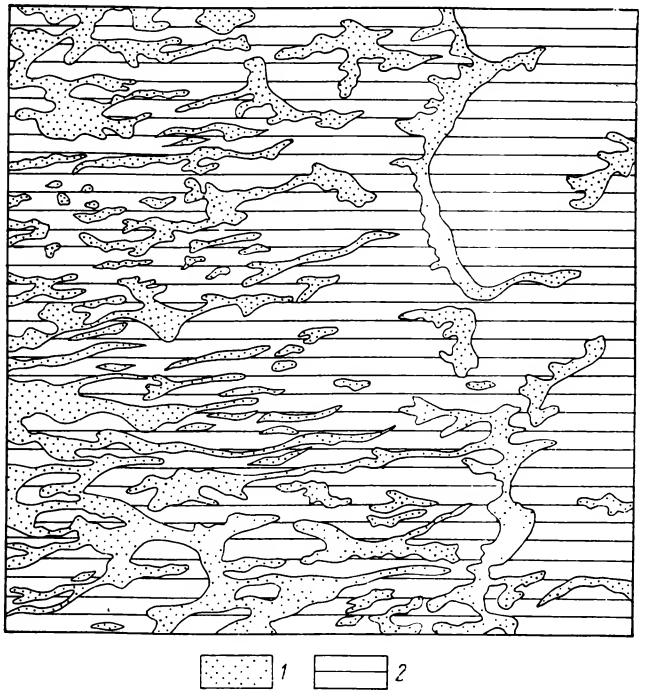


Рис. 3. Фрагмент карты растительности Мешедского песчаного массива. М. 1 : 39 000.

Сообщества: *1* — Calligonum microcarpum—Aristida pennata+A. karelinii на вершинах крупных гряд, *2* — Salsola richteri+Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes на склонах гряд и в межгрядовых понижениях.

мером 0.1 мм) с отброшенными тенями. В понижениях среди барханных песков встречается *Salsola pellucida* высотой до 1.0 и диаметром 0.5—0.7 м; на аэроснимках она имеет темновато-серый тон.

Ассоциация Calligonum microcarpum—Aristida karelinii дешифрируется по приуроченности к обарханенным вершинам крупных гряд. Вершины гряд имеют светлый тон. *C. microcarpum* в сравнении с другими кустарниками района изображается более крупными (0.1—0.2 мм) округлыми точками сероватого цвета. Кусты *A. karelinii* представлены мелкими точками и светлым тоном.

На аэроснимках масштабов 1 : 17 000—1 : 39 000 контуры вышеназванных ассоциаций имеют четкие границы, благодаря чему выделять их сравнительно просто.

Растительность вершин крупных гряд и бугров центральной и восточной части Мешедских песков. Присутствие в качестве эдификатора *Calligonum setosum* совместно с *Carex physodes* свидетельствует о большей или меньшей закрепленности песчаного субстрата в этих условиях местообитания. На аэроснимках такие участки имеют светло-серый тон с редкими, едва заметными темными точками *C. setosum*, отличаясь от более темного тона, образуемого травянистым покровом, развитым на склонах и в межгрядовых понижениях. Кроме того, на вершинах гряд отсутствует овражная сеть, весьма характерная для склонов и межгрядовых понижений. Поэтому элементы гидрографической сети в данном районе могут быть использованы в качестве дешифровочных признаков при разграничении растительных сообществ. Здесь выделяется ассоциация Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes, часто при участии *Convolvulus korolkovii*.

Растительность межгрядовых понижений западной части Мешедских песков. Здесь наиболее часто встречается ассоциация Salsola richteri+Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes. Наиболее широко распространенным кустарником в этих условиях местообитания является *S. richteri*, численность которого составляет от 400 до 1000 экземпляров на 1 га. Высота кустов этого растения колеблется от 0.5 до 0.8 м при диаметре кроны около 1 м. Численность *S. richteri* изменяется в зависимости от элементов рельефа. Наибольшее обилие ее наблюдается на плоских вершинах гряд, на их пологих склонах, а также на пологоволнистых участках.

Низкорослая, шарообразная форма *S. richteri* весьма характерна для песков Мешедского массива, что, по-видимому, обусловлено своеобразием песчаного субстрата, отличающегося высоким содержанием илистых частиц.

Из полукустарников в Мешедских песках преобладает *Astragalus ammodendron*, который по своему обилию может быть отнесен к фоновому растению. Наиболее благоприятными условиями местообитания этого полукустарника следует считать пологоволнистые формы рельефа. На крутых склонах и особенно в межгрядовых понижениях обилие *A. ammodendron* резко снижается. Распознавать это растение на аэроснимках среднего и мелкого масштабов трудно даже при использовании оптических приборов. Оно имеет незначительные размеры и представлено едва заметными мелкими серыми точечками. По нашим наблюдениям, *A. ammodendron* по сравнению с *Salsola richteri* и *Calligonum setosum* лучше выносит слегка засоленные пески, изредка встречающиеся в Мешедском массиве. В этих условиях спутниками *A. ammodendron* являются *Convolvulus korolkovii* и *Eremopyrum buonapartis* и др.

Carex physodes на слегка засоленных песках не встречается. Здесь выделяется ассоциация Astragalus ammodendron—Convolvulus divaricatus—Eremopyrum buonapartis. На аэроснимках масштабов 1 : 17 000—1 : 39 000 эта ассоциация распознается по приуроченности к межгрядовым понижениям и склонам крупных гряд, которые благодаря наличию микрорельефа (небольшие котловины и бугры) характеризуются своеобразным

пятнистым рисунком. Отрицательные формы микрорельефа имеют темный тон, а положительные — светлый.

В восточной половине Мешедских песков, где преобладают крупные гряды с широкими долинообразными межгрядовыми понижениями, господствует в основном травяной тип растительности. Только на вершинах крупных гряд, как указывалось выше, можно наблюдать сообщества, образованные *C. setosum*. Кустарники полностью исчезают на самой восточной окраине Мешедских песков в пределах их контакта с Прикопетдагской подгорной равниной. В годы, благоприятные по условиям увлажнения, эта часть Мешедского массива превращается в сплошной зеленый ковер. Однако в засушливые годы эти места становятся крайне неприглядными, так как травы отрастают плохо и почти не прикрывают белесовато-серую поверхность почвы. К широко распространенным растениям в этом районе Мешедских песков можно отнести *Eremopyrum buonapartis*, *E. orientalis*, *Salsola sclerantha* и ряд других, преимущественно сочных однолетних солянок. На отдельных участках произрастает *Poa bulbosa*. Здесь же встречается своеобразная экологическая форма *Astragalus ammodendron*, отличающаяся карликовым ростом (высота не более 15—20 см). Значительное участие в составе растительного покрова однолетних солянок и присутствие низкорослых форм *A. ammodendron* показывает, что почвы здесь более засоленные. На изменение субстрата в этой части Мешедских песков в сторону его утяжеления и засоления указывает также отсутствие *Carex physodes*, весьма обычной в западной и отчасти в центральной частях массива.

На аэроснимках этот контур дешифрируется по положению в рельефе, однородным темно-серым тоном, отсутствием точек кустарников, а также наличием густой овражной сети.

Кроме вышеуказанных контуров, на аэроснимках выделялись такыры, солончаки, дороги.

Такыры имеют ровный светло-серый тон. Местами здесь встречаются временные русла и промоины темного тона. Отчетливо видны заброшенные древнеорошаемые поля.

Солончаки распространены в юго-восточной части Мешедского массива, где они расположены в котловинах среди крупных гряд и холмов. Растительность на них почти отсутствует. Тон фотоизображения солончаков меняется от темного до светло-серого. Посветление тона солончаков на аэроснимках, видимо, связано с концентрацией солей на их поверхности. Темный тон фотоизображения солончаков зависит от близкого залегания уровня грунтовых вод.

Пески Ханбаагы расположены к северо-востоку от колодца Сайнаксак. По своему происхождению пески Ханбаагы представляют собой продукт деятельности пра-Амударьи, переотложенный затем морскими водами в период хвалынской трансгрессии. Рельеф их грядовый, с максимальной высотой гряд 6—9 м. Вершины у большинства из них обарханены. Склоны гряд и межгрядовые понижения закреплены в различной степени растительностью. Песчаные гряды нередко чередуются с глинистыми поверхностями, образуя грядово-такырный комплекс.

Растительность на песках представлена антропогенной формацией *Salsola richteri*, сформировавшейся на месте исчезнувших саксаульников (рис. 2). В настоящее время сообщества *Haloxylon persicum* сохранились лишь в глубинных районах песков Сайнаксак.

Из других кустарников, встречающихся в этом районе, следует отметить *Calligonum setosum*, *C. microcarpum*, *Ephedra strobilacea*. Полукустарники представлены в основном видами *Astragalus* и *Artemisia santolina*. Травянистый покров образован эфемероидом *Carex physodes* и различными видами эфемеров. Для подвижных и полузакрепленных песков характерны группировки из *Aristida karelinii* и *A. pennata*.

Растительный покров описываемого района характеризуется отсутствием таких широко распространенных в Каракумах растений, как

Ammodendron conollyi, *Eremosparton flaccidum*, *Calligonum arborescens*, *Astragalus paucijugus*.

В зоне контакта песков с глинистыми поверхностями нередко встречаются заросли *Alhagi persarum* и *Tamarix ramosissima* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Ассоциация Tamarix ramosissima+Lycium ruthenicum—Alhagi persarum (25 IX 1971)

Вид	Фенофаза	Высота, см	Диаметр куста, см	Проективное покрытие, %	Обилие по Друде
Tamarix ramosissima	Цветение	150	200	7	sp_3
Lycium turcomanicum	Плодоношение	50	50	< 1	sp_1
L. ruthenicum	Начало плодоношения	100	150	1	sp_1
Lagonychium farctum	Вегетация	30	20	< 1	sol
Salsola sp.	»	15	25	< 1	sol
Alhagi persarum	»	30	15	2	sp_1
Peganum harmala	»	20	20	< 1	sol
Aeluropus litoralis	»	5	—	< 1	sol
Eremopyrum buonapartis	Отмирание	—	—	< 1	sol

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация Salsola richteri+Calligonum setosum—Carex physodes—Ephemerae (28 IX 1971)

Вид	Фенофаза	Высота, см	Диаметр куста, см	Проективное покрытие, %	Обилие по Друде
Salsola richteri	Начало плодоношения	100	100	4	sp_{2-3}
Calligonum setosum	Покой	100	100	2	sp_2
C. microcarpum	»	100	50	< 1	sol
Ephedra strobilacea	»	50	100	< 1	sol
Astragalus sp.	»	70	40	< 1	sol
Convolvulus divaricatus	Отмирание	30	—	< 1	sol
Aristida pennata	»	40	30	< 1	sp_1
A. karelinii	Конец вегетации	100	30	< 1	sol
Carex physodes	Отмирание	5	—	—	sp_2
Bromus tectorum	»	5	—	—	sol
Cutandia memphitica	»	—	—	—	sol
Agriophyllum latifolium	Вегетация	30	30	< 1	sol
Salsola sclerantha	Отмирание	—	—	—	sol

На такыровидных участках, сформированных на аллювиально-пролювиальных отложениях, встречаются разреженные группировки из *Artemisia badhysi* и *Salsola orientalis*.

На аэроснимках масштаба 1 : 17 000 вершины обарханенных гряд имеют светло-серый тон. Приуроченные к ним разреженные группировки *A. karelinii* не опознаются и могут быть выделены лишь по положению в рельефе. На склонах гряд и в межгрядовых понижениях преобладает ассоциация Salsola richteri+Calligonum setosum—Carex physodes—Ephemerae (табл. 2). Такие участки на аэроснимках имеют полосчато-пятнистый рисунок серого тона из-за наличия мелких гряд, многочисленных котловин и язв дефляций. Кустарники при таком мелком масштабе распознаются с трудом как мелкие темные точки. Их видовая принадлежность не устанавливается.

В зоне контакта песков с такырами местами развиты сообщества фреатофитов — Tamarix ramosissima, Lycium ruthenicum, L. turcomanicum. Эти крупные кустарники отчетливо выделяются на аэроснимках в виде черных точек и хорошо дешифрируются.

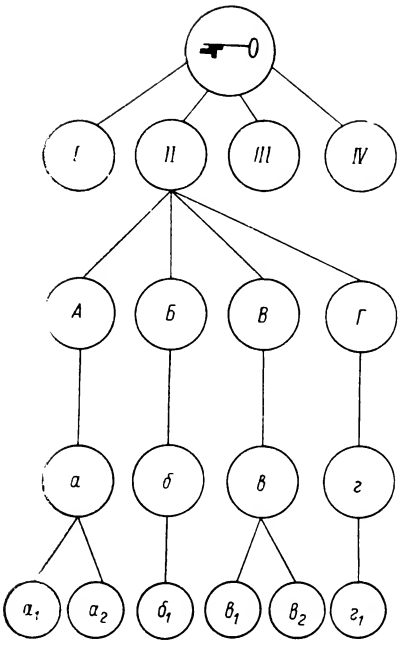


Рис. 4. Дихотомический ключ для дешифрирования растительности Западного Туркменистана (на примере Мешедского песчаного массива и прилегающей территории).

I. Растительность такыровидной равнины . . . . . .
II. Растительность песков . . . . . см. А, Б, В, Г.
III. Растительность солончаков . . . . . .
IV. Растительность подгорной равнины . . . . . .
А. Растительность барханных песков . . . . . см. а
Б. Растительность обарханенных вершин крупных гряд и бугров . . . . . см. б
В. Растительность склонов гряд и межгрядовых понижений . . . . . см. в
Г. Растительность крупных долинообразных межгрядовых понижений . . . . . см. г
а. Ассоциация Calligonum microcarpum — Aristida karelinii . . . . . см. $а_1$—$а_2$
б. Ассоциация Calligonum microcarpum—Aristida pennata . . . . . см. $б_1$
в. Ассоциация Salsola richteri+Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes . . . . . см. $в_1$—$в_2$

г. Ассоциация Poa bulbosa—Salsola sclerantha—Eremopyrum buonapartis . . . . . см. $г_1$

$а_1$ — мелкие темно-серые округлые точки — *Calligonum microcarpum*, $а_2$ — мелкие светлые угловатые точки — *Aristida karelinii*, $б_1$ — мелкие темно-серые округлые точки — *Calligonum microcarpum*, $в_1$ — мелкие темно-серые округлые точки — *Salsola richteri* и *Calligonum setosum*, $в_2$ — темный тон фотоизображения, отдельные растения не различаются — *Carex physodes*, $г_1$ — темный тон фотоизображения — кустарники отсутствуют — *Poa bulbosa*, *Salsola sclerantha* и *Eremopyrum buonapartis*.

В условиях еще большего увлажнения наряду с указанными кустарниками-фреатофитами произрастают *Alhagi persarum* и *Lagonychium farctum*. На аэроснимках такие сообщества имеют темный фон, главным образом за счет зарослей *A. persarum* с отдельными черными точками кустарников. Встречающиеся на аэроснимках темные однородные участки служат показателем густых зарослей *A. persarum*.

Таким образом, выявленные в полевых условиях дешифровочные признаки отдельных растений и растительных группировок, а также изученные взаимосвязи их с определенными элементами ландшафта позволили достаточно достоверно дешифрировать охарактеризованные выше ассоциации по аэроснимкам масштабов 1 : 17 000—1 : 39 000.

На основе приведенной классификации были составлены геоботанические карты опытных участков в масштабах 1 : 17 000 и 1 : 39 000 (рис. 2 и 3). Как показал сравнительный анализ этих карт, возможности дешифрирования растительных группировок по ландшафтным признакам на аэроснимках указанных масштабов в основном одинаковые; исключение составляют отдельные элементы, которые на снимках более мелкого масштаба сливаются и не дают изображений.

С целью усовершенствования и упрощения процесса дешифрирования растительности на аэроснимках Мешедского песчаного массива нами составлен ключ (рис. 4). Основными показателями ключа являются следующие признаки: тон фотоизображения, форма проекций крон, условия

местопроизрастания или топографическое местоположение, размеры растений. Отдельные признаки (тон фотоизображения и формы проекций крон) почти у всех кустарников района совпадают. Поэтому здесь решающее значение приобретает косвенный признак — условия местопроизрастания растительности, а также прямой признак — размеры растений. В связи с тем что современные стереоприборы не в состоянии улавливать незначительные размеры пустынных растений, особенно при использовании мелкомасштабных аэроснимков, при картировании растительного покрова в данном районе предлагается использовать в основном косвенные признаки.

ЛИТЕРАТУРА

Бабаев А. (1973). Методы дешифрирования по аэроснимкам древесно-кустарниковой растительности пустынь. — Виноградов Б. В. (1966). Аэрометоды изучения растительности аридных зон. — Дурдыев Х. (1969). Структурный анализ и история развития рельефа южной части Западно-Туркменской низменности. Канд. дисс. Инст. геол. Туркм. ССР, Ашхабад. — Каленов Г. С. (1973). Очерк растительности Мешедского песчаного массива. Бот. ж., 58, 5. — Мягков Н. Я. (1961). Агроклиматические особенности Туркменской ССР. В сб.: Агроклиматический справочник по Туркменской ССР. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Харин Н. Г. (1965). Лесохозяйственное дешифрирование аэроснимков.

Институт пустынь АН ТуркмССР,
Ашхабад.

Получено 17 II 1976.

УДК 58.08 : 581.524.4

Л. Б. Заугольнова

АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КАК МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ФИТОЦЕНОЗ

L. B. ZAUGOLNOVA. ANALYSIS OF PLANT COENOPOPULATIONS AS A METHOD OF STUDYING ANTHROPOGENIC EFFECTS ON PHYTOCOENOSES

В результате анализа численности и возрастного спектра ценопопуляций основных видов растительности песчаных степей Наурзумского заповедника установлены характер растительного сообщества и механизмы влияния на него сенокошения и выпаса. Поздний сенокос приводит к ухудшению жизненного состояния особей у ряда видов, увеличению численности некоторых видов, уменьшению общей биомассы и некоторому изменению в соотношении хозяйственных групп в пользу злаков. Пастбищный режим даже на первых этапах дигрессии вызывает изменения возрастных спектров ряда ассектаторов, численности и жизненного состояния особей у целой группы видов, уменьшение общей биомассы, существенные сдвиги в соотношении хозяйственных групп. Намечается представление об основных процессах, через которые осуществляется воздействие хозяйственных режимов на травостой: изменение жизненного состояния особей, численности и возрастного спектра ценопопуляций. По мере усиления хозяйственного воздействия они могут включаться последовательно или одновременно в различных комбинациях.

Ценотические популяции отдельных видов растений, составляющих фитоценоз, представляют собой довольно сложные системы надорганизменного уровня, строение и свойства которых определяют их реакции на внешние воздействия. Вместе с тем ценопопуляции являются элементами фитоценоза (Работнов, 1950а, б, 1969; Корчагин, 1964; Уранов, 1967, 1975; Рысин, Казанцева, 1975; и др.). В связи с этим поведение сообщества в целом зависит от свойства ценопопуляций и характера их взаимоотношений.

Исследования свойств и динамики ценопопуляций позволяют вскрыть механизмы процессов, происходящих в ценозе под влиянием его хозяйственного использования. До тех пор пока мы не будем знать ценопопуля-

ционную структуру, анализ хозяйственного воздействия на фитоценоз будет носить эмпирический характер (Уранов, 1974, 1975).

В обзорной работе Л. П. Рысина и Т. Н. Казанцевой (1975) метод ценопопуляционного анализа использован для определения роли и устойчивости отдельных видов растений в ценозе. Обширные исследования, осуществленные под руководством А. А. Уранова, позволяют применить этот метод для оценки хозяйственного воздействия на фитоценоз.

Благодаря работам сотрудников Проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (МГПИ) удалось установить, что под влиянием хозяйственной деятельности меняются следующие признаки ценопопуляций: численность особей (Трулевич, 1960, 1961, 1962, 1963; Кожевникова, 1963; Кожевникова, Трулевич, 1971; Воронцова, 1967, 1968, 1971; Жукова, 1968, 1972, 1973; Егорова, 1972, 1973, и др.), их жизненное состояние (Трулевич, 1960; Воронцова, 1967, 1971; Жукова, Ермакова, 1967; Ермакова, 1972а; Егорова, 1972, 1973; Беданокова и др., 1975), темпы развития особей (Воронцова, 1971; Григорьева, 1975), возрастной спектр ценопопуляций (Трулевич, 1960, 1961, 1962; Кожевникова, 1963; Воронцова, 1967, 1968, 1971; Егорова, 1972, 1973; Ермакова, 1972а, б; Матвеев, 1975, и др.), интенсивность семенного (Егорова, 1972, 1973; Жукова, 1973; Матвеев, 1975) и вегетативного (Григорьева, 1974) возобновлений. В результате всех этих процессов изменяются общая продуктивность ценопопуляций и ценоза в целом, проективное покрытие видов, их количественные соотношения, что обычно является предметом изучения при хозяйственном воздействии на ценоз (Савченко, 1972; Зоркина, 1974, и др.).

Анализ обширной литературы о влиянии различных способов хозяйственного использования на ценопопуляции растений позволяет заключить следующее: 1) реакции разных видов на хозяйственные воздействия довольно специфичны и зависят от их биологических свойств, интенсивности и характера воздействия; 2) более динамичными признаками оказались численность и жизненное состояние особей, более стабильным — возрастной спектр; обычно наблюдается совокупное изменение некоторых или даже всех ценопопуляционных показателей; 3) реакция на хозяйственное воздействие у одного и того же вида зависит от эколого-фитоценотических условий и географических факторов.

Исследование только некоторых видов ценоза уже дает возможность предсказывать поведение ценотических популяций при определенном характере и определенной силе воздействия на фитоценоз (Кожевникова, Трулевич, 1971; Егорова, 1972, 1973; Ермакова, 1972а; Жукова, 1972, 1973; Матвеев, 1975). Можно думать, что изучение в этом аспекте многих видов ценоза, усложнив работу, сделает ее более перспективной, так как позволит судить о ценозе в целом и механизмах его ответных реакций.

Предметом исследований сотрудников Наурзумской экспедиции [1] Проблемной биологической лаборатории МГПИ послужили основные виды растений песчаных степей Северного Казахстана.

Песчаные степи представляют собой эдафический вариант степной растительности, приуроченный к почвам легкого механического состава. На территории Северного Казахстана они распространены в пределах Кустанайской и Павлодарской областей. Несмотря на различия в географическом положении, растительность песчаных степей в разных районах Казахстана характеризуется значительным сходством вследствие особенностей водно-воздушного режима песчаных почв (Калинина, 1961). Поскольку почвы легкого механического состава подвержены ветровой эрозии, распашка их производится в ограниченных размерах; бо́льшая часть территории используется для сенокосов и выпаса. Поэтому особенно важно установить направление и характер изменений естественной расти-

[1] Автор выражает благодарность всем сотрудникам и студентам МГПИ им. В. И. Ленина, принимавшим участие в сборе и обработке материала.

тельности в этих условиях под влиянием различных способов хозяйственного воздействия.

Работа проводилась в Наурзумском заповеднике (юг Кустанайской обл.) и в соседних совхозах на участках, занятых овсяницево-перистоковыльной (Stipa pennata+Festuca beckeri) ассоциацией с участием псаммофильного разнотравья. Изучены следующие варианты: 1) некосимый участок — заповедный эталон, не подвергавшийся хозяйственному использованию; учет здесь проводился в 1971 и 1972 гг.; 2) косимый участок — скашивание в августе один раз в 3—4 года; учет — в 1972 г.; 3) 1-е пастбище — выпас крупного рогатого скота и прогон овец (5 км от поселка) — первая ступень пастбищной дигрессии, учет в 1971 г.; 4) 2-е пастбище — выпас крупного рогатого скота (1.5 км от поселка) — вторая ступень пастбищной дигрессии; учет в 1972 г.

В изученной ассоциации доминируют *Stipa pennata* и *Festuca beckeri*, содоминантом является *Potentilla glaucescens*. Постоянно присутствуют *Koeleria gracilis*, *K. glauca*, *Stipa capillata*, *Phleum phleoides*.[2] Разнообразен состав разнотравья, представленного степными и псаммофильными видами: *Arenaria graminifolia*, *Centaurea sibirica*, *Galium ruthenicum*, *Helichrysum arenarium*, *Onosma simplicissimum*, *Scorzonera ensifolia*, *Seseli ledebouri*. Весной значительно участие в травостое *Poa bulbosa*, местами встречаются пятна *Pulsatilla flavescens*.

На некосимом участке 40—45 видов на 100 м^2; проективное покрытие — от 30 до 65%; значительную часть почвы занимает ветошь (25—30%). I ярус травостоя (высота 60—70 см) образуют генеративные побеги разнотравья (*Galium ruthenicum*, *Seseli ledebouri*) и ковылей (*Stipa capillata*, *S. pennata*). II ярус (20—25 см) создают генеративные побеги *Koeleria glauca*, *K. gracilis*, *Festuca beckeri*, *Phleum phleoides* и разнотравья, а также вегетативные побеги ковылей. III ярус (10—15 см) образован вегетативными побегами злаков. IV ярус (5—7 см) составляют низкорослые растения (*Centaurea sibirica*, *Potentilla glaucescens*). Лишайниковый и моховой покровы отсутствуют.

На косимом участке видовой состав практически не отличается от некосимого, но снижаются высота травостоя и общее проективное покрытие (до 20—40%), уменьшается количество ветоши.

На первом этапе пастбищной дигрессии (1-е пастбище) видовой состав травостоя претерпевает незначительные изменения; проективное покрытие злаков увеличивается, а разнотравья — падает, но общее проективное покрытие еще значительно и составляет 40—60%; ветоши мало; высота злаков больше, чем на некосимом участке.

При усилении выпаса (2-е пастбище) общее проективное покрытие уменьшается до 30—35%, а высота генеративных органов — до 20 см. Увеличивается обилие *Euphorbia seguieriana* и *Artemisia austriaca*.

В процессе исследования поведения ценопопуляций использовали методику, принятую в работах Проблемной биологической лаборатории (Воронцова, 1967, 1971; Жукова, 1967, 1968, 1972 и др.). На выделенных участках ассоциации регулярно-случайным методом закладывали учетные площадки размером 0.5 м^2 (по 100 площадок на каждом участке); на них учитывали численность и возрастное состояние особей основных видов растений. Анализ возрастного состояния требует откапывания особей некоторых видов растений, поэтому повторная работа на тех же учетных площадках невозможна. Наблюдения в условиях заповедного режима осуществлялись в 1971 и 1972 гг. на двух участках одной ассоциации, расположенных в 200 м друг от друга. Всего исследовано 18 видов растений, относящихся к разным жизненным формам. Предварительно у всех видов был изучен онтогенез и описаны возрастные состояния (Заугольнова, 1974а, б; Беданокова и др., 1975). Выделены следующие возрастные группы особей: ювенильные — *j*, имматурные — *im*, взрослые вегетатив-

[2] Названия видов даны по «Флоре СССР» за исключением *Stipa pennata* L. и *Cleistogenes squarrosa* Maxim.

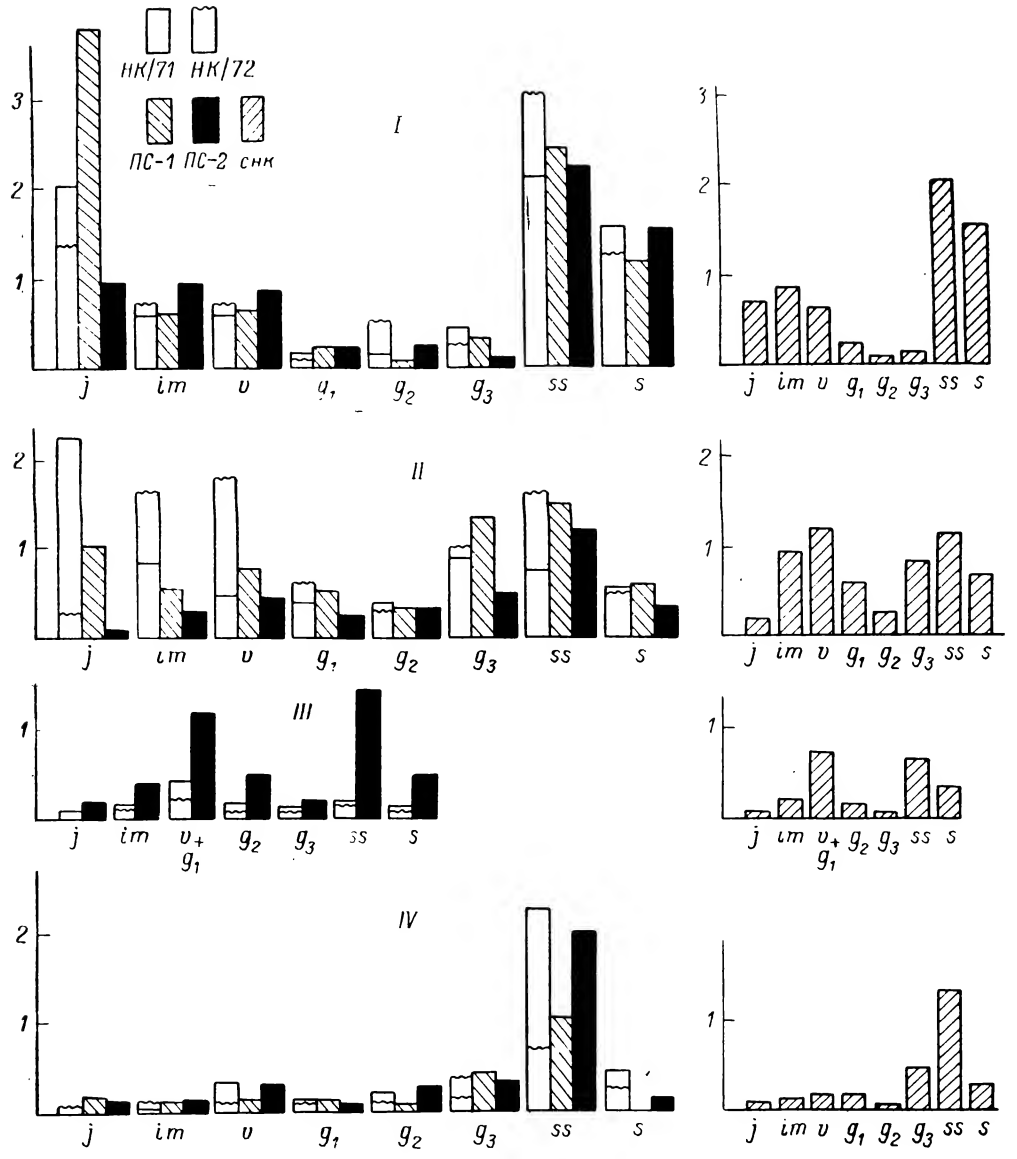


Рис. 1. Влияние выпаса и сенокошения на возрастной спектр и численность ценопопуляций *Stipa pennata* (*I*), *Festuca beckeri* (*II*), *Cleistogenes squarrosa* (*III*) и *Centaurea sibirica* (*IV*).

По оси ординат — численность особей на 0.5 м², *по оси абсцисс* — возрастные группы; *нк*/71 — некосимый участок в 1971 г., *нк*/72 — то же в 1972 г., *пс-1* — пастбище 1-е, *пс-2* — пастбище 2-е, *снк* — сенокос.

ные — v, молодые генеративные — g_1, средневозрастные генеративные — g_2, старые генеративные — g_3, субсенильные — *ss* и сенильные — *s*. Общие принципы выделения этих возрастных групп приведены в статье А. А. Уранова (1975).

При учете численности основной счетной единицей служила особь как единое морфологическое целое; но в ряде случаев (например, у плотнодерновинных злаков и некоторых короткокорневищных видов) пришлось использовать в качестве счетной единицы также клон, т. е. совокупность партикул, возникших вегетативным путем из семенной особи. Обычно такую единицу счета применяли в том случае, если клон характеризовался компактностью и воспринимался как единый источник фитогенного воздействия.[3]

[3] О фитоценотической счетной единице см. в сборнике «Ценопопуляции растений» (1976).

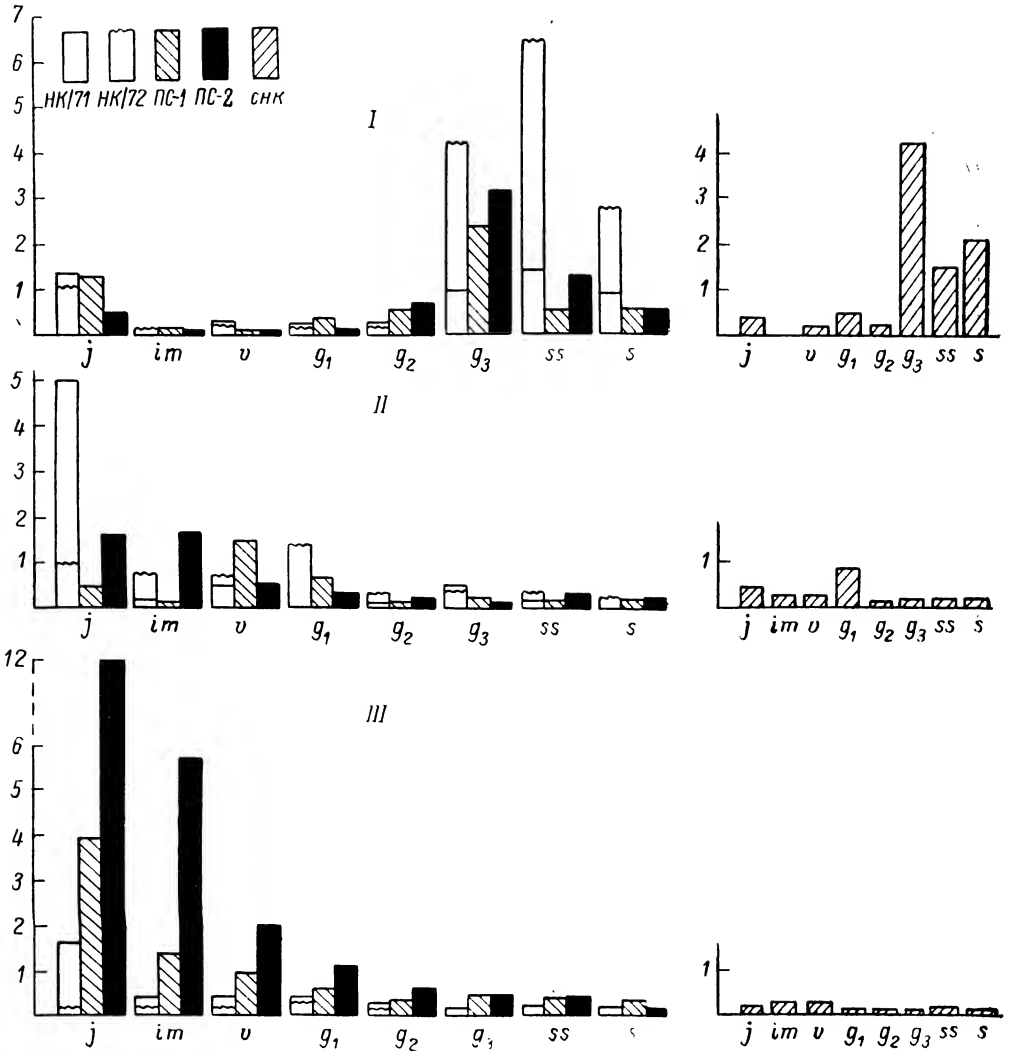


Рис. 2. Влияние выпаса и сенокошения на возрастной спектр и численность ценопопуляций *Potentilla glaucescens* (*I*), *Artemisia campestris* l. *sericea* (*II*) и *Euphorbia seguieriana* (*III*).

Обозначения те же, что на рис. 1.

При анализе численности и возрастного состава ценопопуляций растений на некосимом участке в течение двух сезонов выяснились некоторые особенности популяционной структуры видов. В пределах ценопопуляций оказалось возможным выделить весьма изменчивую по составу прегенеративную фракцию (*j*, *im*, *v*) и более стабильные по соотношению возрастных групп генеративную и постгенеративную (g_1, g_2, g_3, *ss*, *s*); структура прегенеративной фракции более резко меняется в пространстве и во времени, поэтому для типологии ценопопуляций нельзя использовать ее возрастной спектр.

Все ценопопуляции исследованных видов были отнесены к разряду нормальных (Работнов, 1950б) с полночленным или неполночленным возрастным спектром (Уранов, 1975). В коренном сообществе (некосимый участок) видовые ценопопуляции находятся в относительно стабильном состоянии и характеризуются определенным типом возрастного спектра (рис. 1 и 2).

Удалось установить следующие типы.

I — спектры с подъемом только в их левой части (левосторонний тип); однако возможно образование двух максимумов в связи с периодичностью возобновления: во всех случаях численность особей в восходящей

части онтогенеза ($p=j+im+v+g_1+g$) больше, чем численность особей его нисходящей части ($P=g_3+ss+s$), т. е. $P<p$.[4] Этот тип характерен для стержнекорневых многолетников с активным семенным возобновлением, непродолжительным периодом старения и интенсивной элиминацией особей в течение почти всего жизненного цикла (*Alyssum tortuosum*, *Euphorbia seguieriana*, *Seseli ledebouri*); p/P составляет от 32 до 7.

II — спектры с подъемом как в их левой («молодой») части, так и в правой (старой); обычно левый максимум выше правого; как в I типе, сохраняется соотношение $P<p$. Этот тип спектра свойствен видам с активным семенным возобновлением и относительно продолжительным периодом старения (*Artemisia campestris*, *Galatella angustissima*, *Medicago romanica*); p/P составляет от 11 до 3 (редко 1.2).

III — спектры с подъемом как в левой, так и в правой части, но правый максимум, как правило, выше левого или они приблизительно равны; у этих спектров $P\approx p$ или $P>p$, изредка $p>P$. Такие спектры наблюдаются у видов, жизненный цикл которых весьма продолжителен и наибольшая длительность характерна для старого состояния (*Centaurea sibirica*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca beckeri*, *Stipa pennata*); p/P составляет от 1.5 (редко 2) до 0.2.

Характер возрастного спектра в устойчивых сообществах коренного типа можно рассматривать как важный популяционный признак (Заугольнова, 1974в). Поскольку тип возрастного спектра связан с биологическими свойствами вида, изменение его представляет форму реакции видовой ценопопуляции на внешние воздействия.

Влияние сенокосного режима использования. Воздействие такого режима проявляется прежде всего в регулярном отчуждении части надземной фитомассы растений. Срезание растений задерживает рост корней вглубь, снижает содержание запасных веществ (углеводов, протеина и др.) в корнях и зонах кущения растений (Танфильев, 1940; Улучшение сенокосов и пастбищ Казахстана, 1972). Это в свою очередь приводит к снижению интенсивности отрастания побегов и мощности растения. Чем чаще производится отчуждение, тем резче сокращается количество запасных веществ в растении и быстрее снижается прирост (Танфильев, 1940). Реакция разных видов на отчуждение специфична (Танфильев, 1939). Если скашивание производится до плодоношения основных компонентов фитоценоза, то сенокос отражается также на семенной продуктивности видов и, как следствие этого, на возобновлении ценопопуляции (Ермакова, 1972а; Григорьева, 1975). Постоянное отчуждение фитомассы может приводить и к изменениям возрастной структуры ценопопуляций (Работнов, 1950а).

При решении вопроса о соотношении численности особей на участках, подвергавшихся хозяйственному воздействию и без него, мы принимали во внимание варьирование численности в пространстве и во времени. При этом мы предполагали, что численность особей существенно не изменяется при хозяйственном использовании, если количество их на единицу площади при соответствующем режиме использования находилось в пределах изменчивости этого показателя на некосимом участке. Это соотношение проверяли для каждой возрастной группы отдельно и для общего числа особей.

Под влиянием сенокоса типы возрастного спектра (рис. 1 и 2), свойственные видам на некосимом участке, не изменяются существенно. Численность особей в ценопопуляциях целого ряда видов (*Festuca beckeri*, *Koeleria glauca*, *K. gracilis*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata*, *Centaurea sibirica*, *Galatella angustissima*, *Onosma simplicissimum*) также не испытывает значительных изменений (табл. 1).

У некоторых видов при сенокосном режиме происходит снижение численности особей всех возрастных групп (*Arenaria graminifolia*, *Seseli*

[4] Соотношение величин P и p ранее использовалось для оценки возрастного уровня ценопопуляции (Уранов, 1973).

ТАБЛИЦА 1

Общая численность особей в ценопопуляциях при разных режимах хозяйственного воздействия (на 100 площадках по 0.5 м²)

Вид	Некосимый участок		Сенокос	Пастбище	
				1-е	2-е
	1971 г.	1972 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Злаки					
Cleistogenes squarrosa k	116	43	194	—	430
Festuca beckeri k	662	760	588	635	352
Koeleria glauca k	178	113	159	173	223
K. gracilis k	160	123	188	141	—
Phleum phleoides k	58	140	87	—	43
Stipa capillata k	180	127	229	74	162
Stipa pennata k	766	741	605	924	719
Разнотравье					
Alyssum tortuosum	—	48	71	—	22
Arenaria graminifolia k	331	105	31	—	130
Artemisia campestis f. *glabra*	33	41	10	—	7
A. campestris f. *sericea*	731	415	254	305	439
Centaurea sibirica k	336	147	261	252	314
Euphorbia seguieriana	310	18	108	810	2220
Galatella angustissima	468	239	421	—	98
Medicago romanica	24	5	27	74	21
Onosma simplicissimum	73	46	48	—	84
Potentilla glaucescens	255	306	226	250	203
Seseli ledebouri	75	127	36	—	9

Примечание. Прочерки обозначают, что численность вида не учитывалась; буквой k отмечены виды, у которых в качестве счетной единицы наряду с особью использовался клон.

ledebouri). В ценопопуляциях ряда видов наблюдается увеличение численности в условиях сенокоса (*Cleistogenes squarrosa*, *Stipa capillata*, *Alyssum tortuosum* — табл. 1, рис. 1, *III*) в основном за счет взрослых вегетативных и старых вегетативных особей. Это, по-видимому, обусловлено некоторым усилением семенного возобновления и более быстрым переходом молодых особей в старое состояние (минуя средневозрастное) под влиянием сенокоса.

Снижение численности *Stipa pennata* и *Artemisia campestris* f. *sericea* [5] при сенокосе (табл. 1) происходит за счет ювенильных особей; численность же взрослых остается почти без изменения (у ковыля — 5.6—6.0 особей на 0.5 м² на некосимом участке и 5.7 — при сенокосе; у полыни — соответственно 2.3—3.0 и 2.1). Численность ювенильных особей на сенокосном участке (учет 1972 г.) у многих видов ниже, чем на некосимом в 1971 г., но близка к их численности на некосимом участке в 1972 г. Такие соотношения позволяют связать колебания численности ювенильных особей с погодными условиями разных лет.

Под влиянием сенокошения ухудшается жизненное состояние особей в ценопопуляции *Stipa pennata*. Это выражается в уменьшении числа генеративных и вегетативных побегов и диаметра дерновины у особей разных возрастных состояний (Беданокова и др., 1975).

При сенокосном режиме происходит снижение продуктивности сообщества в среднем на 12% по сравнению с некосимым участком (табл. 2). Несмотря на ухудшение жизненного состояния некоторых злаков (*Stipa pennata*), наблюдается небольшое увеличение роли этой группы в образовании биомассы. Видимо, возрастание численности ряда злаков (*Cleistogenes squarrosa*, *Stipa capillata*) перекрывает снижение биомассы, связанное с ухудшением жизненного состояния видов этого семейства. В сред-

[5] Опушенная (f. *sericea*) и голая (f. *glabra*) формы у этого вида описаны в сборнике «Ценопопуляции растений» (1976).

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность надземной части овсяницево-перистоковыльной ассоциации (воздушно-сухой вес, г/м²) в 1972 г.

Участки	Фракции	Сроки учета			
		25 V	14 VI	13 VII	13 VIII
Некосимый	Опад	256.6	307.8	241.4	215.0
	Злаки	12.7	20.6	20.1	10.3
	Бобовые	5.4	2.0	1.8	1.6
	Разнотравье	60.0	68.4	70.4	45.3
	Общая живая биомасса	78.1	91.0	92.3	57.2
Сенокосный	Опад	147.5	151.5	135.8	159.0
	Злаки	16.9	24.8	22.2	15.1
	Бобовые	—	0.05	2.3	0.4
	Разнотравье	50.8	50.6	55.7	37.5
	Общая живая биомасса	67.7	75.45	80.2	53.0

нем на 20% уменьшается биомасса разнотравья за счет снижения численности некоторых видов и, возможно, жизненного состояния особей.

На сенокосном участке по сравнению с некосимым в 1.5—2 раза снижается количество опада; подобное явление отмечалось и для других степных сообществ (Семенова-Тян-Шанская, 1966). Но если в условиях северных степей накопление опада играет отрицательную роль в ценозе и сокращение его при сенокосе приводит к улучшению семенного возобновления видов (Семенова-Тян-Шанская, 1966; Матвеев, 1975), то в условиях сухих степей накопление опада не является отрицательным фактором и поэтому его уменьшение не приводит к резким изменениям в семенном возобновлении видов.

По нашим наблюдениям, для данного района наилучшим сроком сенокошения является вторая половина июля, так как в это время максимум продуктивности сообщества сочетается с окончанием плодоношения большей части видов ценоза.

Влияние пастбищного режима использования. Пастьба влияет на растительный покров значительно более сложно и многогранно, нежели сенокос. Основными факторами, действующими при выпасе, являются: 1) стравливание (отчуждение надземной биомассы), 2) механическое повреждение растений, 3) перенос зачатков, 4) заделка семян в почву, 5) вытаптывание и выдергивание растений, 6) иссушение почвы, ее разрыхление или уплотнение в зависимости от механического состава, 7) унаваживание.

Возможно, вследствие многосторонности этого процесса выпас оказывает как положительное, так и отрицательное воздействие на сообщество в целом и на отдельные виды растений. Сложность картины усугубляется также специфической реакцией каждого вида.

В исследованном сообществе имеется целый ряд видов, у которых на первых ступенях пастбищной дигрессии существенно не меняются ни численность особей (табл. 1), ни возрастной спектр (рис. 1 и 2). Они обнаруживают значительную устойчивость в пределах той пастбищной нагрузки, которую испытывает сообщество на изученных участках. К таким видам относится доминант сообщества *Stipa pennata* (рис. 1, *I*), содоминант *Potentilla glaucescens* (рис. 2, *I*) и некоторые ассектаторы, например *Centaurea sibirica* (рис. 1, *IV*), но реакция на выпас у этих видов все же наблюдается и имеет целый ряд особенностей.

У особей *Stipa pennata* при данной пастбищной нагрузке отмечено ухудшение жизненного состояния особей, выражающееся в уменьшении диаметра дерновин, длины и количества вегетативных и генеративных побегов. Подобный характер изменения жизненного состояния особей у злаков отмечался и ранее на других типах пастбищ (Савченко, 1972). Такие популяционные признаки, как численность и тип возрастного спектра,

у этого доминанта сохраняются на одном и том же уровне, т. е. ценопопуляция *S. pennata* проявляет относительную устойчивость (рис. 1, *I*). То же самое характерно и для ценопопуляции *Potentilla glaucescens* (рис. 2, *I*); у этого вида на выпасаемом участке наблюдается тенденция к увеличению числа средневозрастных семенных особей и партикул, а также к снижению численности субсенильных и сенильных партикул, что, возможно, связано с увеличением длительности средневозрастного состояния и замедленным переходом в старое. Отдельные особи лапчатки отличаются большей мощностью по сравнению с экземплярами некосимого участка. Видимо, улучшение жизненности связано с тем, что вид почти не поедается скотом. Сходная реакция отмечена у *P. acaulis* (Савченко, 1972) — вида, замещающего *P. glaucescens* в восточных районах Казахстана и Сибири.

У таких видов, как *S. pennata* и *P. glaucescens*, на пастбище могут наблюдаться существенные отклонения числа ювенильных особей [по сравнию с некосимым участком); но поскольку это не ведет к каким-либо значительным изменениям численности взрослых особей и типа возрастного спектра, то эти колебания можно рассматривать как результат неравномерности возобновительного процесса во времени и в пространстве.

В ценопопуляции *Artemisia campestris* f. *sericea* (рис. 2, *II*) значительные изменения численности особей под влиянием выпаса отмечены лишь в ее молодой части; так, на участке I ступени пастбищной дигрессии численность ювенильных и имматурных особей меньше, чем на некосимом, а у взрослых вегетативных отмечено обратное соотношение; на II ступени численность *j* и *im* выше, чем на I ступени, а у *v* и g_1 — ниже; сдвиги носят компенсационный характер, т. е. снижение численности одной возрастной группы сочетается с увеличением численности другой. Последнее свидетельствует о том, что эти колебания связаны с неравномерностью процесса возобновления; они носят флюктуационный характер и не ведут к существенным изменениям более стабильной части ценопопуляции.

В сообществе можно обнаружить такие виды, у которых численность резко увеличивается (в 4—10 раз) под влиянием выпаса, но тип спектра практически не меняется; это *Cleistogenes squarrosa* (рис. 1, *III*), *Euphorbia seguieriana* (табл. 1, рис. 2, *III*). Увеличение численности молочая связано с тем, что это растение не поедается скотом. Возрастание численности *C. squarrosa*, по-видимому, объясняется, с одной стороны, активизацией генеративной функции на пастбище и усилением семенного возобновления, а с другой — удлинением периода старения и возрастанием количества старых особей. Усиление роли *C. squarrosa* при выпасе отмечено также на пастбищах Забайкалья (Савченко, 1972).

В связи с тем что *C. squarrosa* и *E. seguieriana* чутко отзываются на воздействие пастбищного режима, резкое увеличение их обилия в условиях песчаной степи может служить индикатором запущенности пастбищ, так как на этих участках уже резко снижается продуктивность травостоя. В этом случае требуется регулировать выпас и принимать меры для улучшения пастбищ.

Увеличение численности особей на 2-м пастбище отмечено в ценопопуляции *Koeleria glauca*, но оно носит очень односторонний характер — резко возрастает лишь число сенильных растений, что, возможно, связано с их быстрым старением под влиянием выпаса.

У целого ряда видов отмечены сложные изменения численности в сочетании с изменением жизненного состояния особей. Так, в ценопопуляции *Medicago romanica* на первой ступени пастбищной дигрессии численность особей возрастает в 3 раза за счет взрослых вегетативных растений, при этом все особи характеризуются низкой жизненностью из-за постоянного скусывания, т. е. некоторая активизация семенного размножения сочетается с задержкой роста растений. На II ступени дигрессии численность растений люцерны сокращается по сравнению с I ступенью, но сохраняется на том же уровне, что и на некосимом участке, при этом жизненность особей снижается еще больше.

В ценопопуляции *Festuca beckeri* при слабом выпасе (I ступень) численность взрослых особей почти не меняется по сравнению с некосимым участком (рис. 1, *II*). Отмечено лишь слабое увеличение числа старых генеративных особей. При усилении выпаса (II ступень) численность взрослых особей несколько снижается за счет v, g_1, g_3 и s особей; этот процесс сопровождается уменьшением численности ювенильных и имматурных растений, что свидетельствует о снижении интенсивности семенного возобновления. Одновременно с изменением численности происходит улучшение жизненного состояния особей на I ступени и падение его на II ступени пастбищной дигрессии (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Показатели жизненности особей *Festuca beckeri* в разных условиях

Участок	Возрастное состояние	Диаметр дерновины, см	Высота вегетативных побегов, см	Генеративные побеги	
				количество	высота, см
Некосимый	g_1	3—4	22	3	32
	g_2	7—9	23	15	37
	g_3	7—10	20	5	33
1-е пастбище	g_1	4.5—5.0	22	24	50
	g_2	7—8	23	46	54
	g_3	8—10	19	23	45
2-е пастбище	g_1	3.0—3.5	14	4	33
	g_2	5—7	15	11	37
	g_3	6—8	15	3	33

Примечание. Таблица составлена по материалам Н. Ф. Михайловой.

Уменьшение численности под влиянием выпаса отмечено в ценопопуляциях *Phleum phleoides*, *Artemisia campestris* f. *glabra*, *Galatella angustissima*, *Seseli ledebouri*; при этом у двух видов одновременно изменяется возрастной спектр (рис. 3, *II*, *III*). Уменьшение численности без изменения возрастного спектра обычно связано с падением интенсивности возобновления. Изменения спектра объясняются по крайней мере двумя процессами: 1) быстрым старением особей под влиянием выпаса и накоплением их в ценопопуляции, что приводит к существенному изменению возрастного уровня [6] всей ценопопуляции в сторону старения (например, *Onosma simplicissimum*, *Seseli ledebouri* — рис. 3, *I*, *II*); 2) усилением отмирания преимущественно старых особей, приводящим к омоложению ценопопуляции (например, *Artemisia campestris* f. *glabra*, рис. 3, *III*). Такое омоложение ценопопуляции объясняется тем, что растения не проходят до конца онтогенез, и поскольку этот процесс сопровождается снижением жизненности особей, он ведет к ослаблению цепопопуляции и постепенному выпадению вида из ценоза. Возможно, что процессы старения и омоложения ценопопуляций связаны с величиной пастбищной нагрузки и проявляются по мере ее усиления.

Выпас в значительно большей степени, чем сенокос, влияет на соотношение видов в ценозе, что отражается на общей продуктивности сообщества и качественном составе биомассы. Однократные укосы, проведенные на некосимом участке и пастбище, свидетельствуют о том, что при умеренном выпасе незначительно уменьшается общая биомасса, но резко изменяется соотношение хозяйственных групп в пользу злаков. Уменьшение биомассы при усилении выпаса сопровождается увеличением роли молочая *Euphorbia seguieriana*, что способствует уменьшению полез-

[6] Оценка возрастного уровня ценопопуляции возможна на основе ее возрастного спектра (Уранов, 1975).

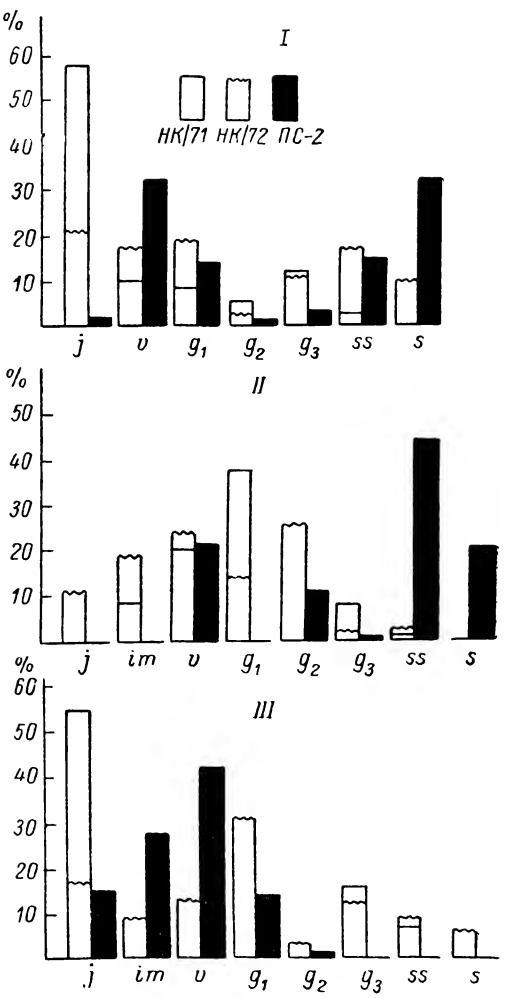


Рис. 3. Изменение характера возрастного спектра ценопопуляций *Onosma simplicissimum* (*I*), *Seseli ledebouri* (*II*), *Artemisia campestris* f. *glabra* (*III*).

Обозначения те же, что на рис. 1.

ной продукции более чем в 2 раза по сравнению с некосимым участком (табл. 4).

Усиление роли злаков в травостое при умеренном выпасе связано, по-видимому, с некоторым улучшением условий роста растений, прежде всего вследствие унаваживания почвы. При этом ксероморфные злаки как менее требовательные к азотному питанию (Работнов, 1959) реагируют на обогащение почвы азотом более резким повышением жизненного состояния. Особенно это относится к *Festuca beckeri* (табл. 3). Усиление роли злаков, а следовательно, их конкуренции на первых этапах пастбищной дигрессии приводит к снижению мощности разнотравья. Дальнейшее усиление выпаса угнетает злаки в большей степени, чем разнотравье, и вызывает увеличение доли разнотравья в надземной биомассе. Изменение количества биомассы и ее структуры под влиянием выпаса в изученных нами условиях имеет тот же характер, что и в степях Забайкалья (Савченко, 1972).

ТАБЛИЦА 4

Продуктивность надземной части овсяницево-перистоковыльной ассоциации (воздушно-сухой вес, в г/м²), 14—23 VI 1972

Участки	Фракции					
	опад	злаки	разнотравье		бобовые	общая живая биомасса
			молочай	прочие виды		
Некосимый участок	307.8	20.6	—	68.4	2.0	91.0
1-е пастбище	145.0	61.2	2.3	14.5	0.3	78.3
2-е пастбище	90.4	15.5	11.3	23.4	—	50.2

Одновременное изучение возрастного состава и численности ценопопуляций дает возможность выявить не только основные способы реагирования растений на хозяйственное воздействие, но и степень их выраженности в ценопопуляциях разных видов. Наши наблюдения, а также анализ других работ (Трулевич, 1963; Ермакова, 1972а; Жукова, 1972, и др.) приводят к мысли о том, что имеется по крайней мере три механизма реагирования ценопопуляции на внешние воздействия: 1) изменение жизненного состояния особей и ценопопуляции в целом, которое выражается в снижении или увеличении мощности растений и их отдельных частей; 2) изменение численности особей в ценопопуляции; 3) существенные изменения

характера (типа) возрастного спектра ценопопуляции вследствие изменений интенсивности отмирания некоторых групп особей и темпов их развития.

Как показывает анализ влияния хозяйственного использования растительных сообществ, в первую очередь вступают в действие механизмы изменения жизненного состояния особей и их численности; эти показатели наиболее подвижны. Возрастной спектр у большей части видов в сообществе сохраняет свои характерные черты по крайней мере на первых этапах пастбищного воздействия. Резкое изменение возрастного спектра обычно связано с интенсивным влиянием на ценоз (например, III и IV ступени пастбищной дигрессии) и сопровождается существенными сдвигами в соотношении видов (Трулевич, 1963; Кожевникова, 1963; Кожевникова, Трулевич, 1971).

На первых этапах пастбищной дигрессии наиболее глубокие изменения происходят в ценопопуляциях второстепенных видов; в ценопопуляциях доминантов и субдоминантов меняется лишь жизненное состояние особей и весьма незначительно — численность. При усилении выпаса резкие изменения могут происходить в структуре и численности доминирующих видов (Трулевич, 1963; Кожевникова, 1963, и др.). Знание механизмов ответных реакций позволяет предсказать судьбу как отдельных ценопопуляций, так и ценоза в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Беданокова О. А., Л. И. Воронцова, Н. Ф. Михайлова. (1975). Некоторые особенности *Stipa pennata* L. в степях Наурзумского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Воронцова Л. И. (1967). Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — Воронцова Л. И. (1968). Изменение численности и возрастного состава популяций типчака (*Festuca sulcata* Hack.) в различных условиях южной полупустыни. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64. — Воронцова Л. И. (1971). Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия. Канд. дисс. МГПИ им. В. И. Ленина. — Григорьева Н. М. (1974). Некоторые особенности структуры популяций и биологии люцерны желтой (*Medicago falcata* L.) на пойменных лугах р. Угры. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Сб. трудов каф. бот. МГПИ им. В. И. Ленина. — Григорьева Н. М. (1975). Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). Канд. дисс. МГПИ им. В. И. Ленина. — Егорова В. Н. (1972). Влияние экологических условий и антропогенных факторов на развитие дерновины, численность и строение возрастных спектров популяций ежи сборной. В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Егорова В. Н. (1973). Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций ежи сборной на Окских лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 6. — Ермакова И. М. (1972а). Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.). Канд. дисс. МГПИ им. В. И. Ленина. — Ермакова И. М. (1972б). Влияние антропогенного фактора на численность и возрастной состав популяций луговой овсяницы на пойменных лугах р. Угры Калужской области. В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Жукова Л. А. (1967). Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого под влиянием выпаса. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 8. — Жукова Л. А. (1968). Возрастной состав популяций луговика дернистого на Окских лугах при разных способах использования. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64. — Жукова Л. А. (1972). Влияние климатических и антропогенных факторов на онтогенез и возрастной состав популяций луговика дернистого в поймах. В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тез. докл. I Всес. конф. Уфа. — Жукова Л. А. (1973). Возрастной состав популяций луговика дернистого [*Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.] на пойменных пастбищах Северной Двины и Оки. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 7. — Жукова Л. А., И. М. Ермакова. (1967). Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого [*Deschampsia caespitosa* (L.) P. B.] на пойменных и материковых лугах Московской области. В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — Заугольнова Л. Б. (1974а). Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций *Potentilla glaucescens* Willd. ex Schlecht. Бот. ж. 59, 9. — Заугольнова Л. Б. (1974б). Образование двух биоморф в ценопопуляциях *Galium ruthenicum* Willd. Научн. докл. высш. школы.

Биол. науки, 8. — Заугольнова Л. Б. (1974в). Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида (на примере *Acantholimon diapensioides* Bge.). В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Сб. трудов каф. бот. МГПИ им. В. И. Ленина. — Зоркина Т. М. (1974). Влияние выпаса на растительность пастбищ Кустанайской области. Автореф. канд. дисс. М. — Калинина А. В. (1961). Песчаные степи Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 13. — Кожевникова Н. Д. (1963). Влияние выпаса на карагановую злаково-полынную сухую степь Иссык-Кульской котловины. Канд. дисс. МГПИ им. В. И. Ленина. — Кожевникова Н. Д., Н. В. Трулевич. (1971). Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе. — Корчагин А. А. (1964). Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. В кн.: Полевая геоботаника. 3. М. — Матвеев А. Р. (1975). Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяций тимофеевки луговой и тимофеевки степной. Автореф. канд. дисс. М. — Работнов Т. А. (1950а). Жизненный цикл травянистых многолетних растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. сер. III. Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1950б). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., I. — Работнов Т. А. (1959). Что считать лугом? Бот. ж. 44, 1. — Работнов Т. А. (1969). Некоторые вопросы изучения ценопопуляций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Рысин Л. П., Т. Н. Казанцева. (1975). Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. Бот. ж., 60, 2. — Савченко И. В. (1972). Изменение ковыльных пастбищ Забайкалья под влиянием выпаса. Бот. ж. 57, 9. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. М. — Танфильев В. Г. (1939). О влиянии выпаса на степные злаки. Сов. бот., 3. — Танфильев В. Г. (1940). Влияние отчуждения надземной массы на состояние многолетних степных трав. Вестн. с.-х. наук. Кормодобывание, 4. — Трулевич Н. В. (1960). Изучение возрастного состава популяций растений злаково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности. В кн.: Вопросы географии, 48. — Трулевич Н. В. (1961). Влияние пастбищного использования на растительный покров и динамику популяций основных видов сухо-степных пастбищ Центрального Тянь-Шаня. Тр. Моск. ветер. акад., 33. — Трулевич Н. В. (1962). Сравнительная характеристика изменений растительного покрова и динамика популяций основных видов сухо-степных пастбищ Иссык-Кульской и Нарынской котловины. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 4. — Трулевич Н. В. (1963). Возобновительные процессы на сухостепных пастбищах Внутреннего Тянь-Шаня. Канд. дисс. МГПИ им. В. И. Ленина. — Улучшение сенокосов и пастбищ Казахстана. (1972). Сб. под ред. Ж. А. Жамбакина, М. Н. Нарушева. Алма-Ата. — Уранов А. А. (1967). Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. — Уранов А. А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций. Тез. докл. V делег. съезда ВБО, Киев. — Уранов А. А. (1974). Из итогов популяционно-онтогенетических исследований. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. Сб. трудов каф. бот. МГПИ им. В. И. Ленина. — Уранов А. А. (1975). Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 2. — Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). (1976). Сб. под ред. Т. И. Серебряковой. М.

Московский государственный
педагогический институт
им. В. И. Ленина.

Получено 15 VI 1976.

УДК 582.663 : 581.9

В. И. Буянкин

ИСТОРИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И АРЕАЛ *AMARANTHUS RETROFLEXUS* L. И *A. BLITOIDES* S. WATS. *(AMARANTHACEAE)* В СССР

V. I. BUJANKIN. THE HISTORY OF SPREADING AND THE AREA *AMARANTHUS RETROFLEXUS* L. AND *A. BLITOIDES* S. WATS. (*AMARANTHACEAE*) IN THE U. S. S. R.

На основе изучения гербарных материалов ведущих хранилищ страны и литературных данных приводятся сведения о времени заноса американских сорняков *Amaranthus retroflexus* и *A. blitoides* в разные районы Советского Союза. Прослеживаются пути распространения этих сорняков в прошлом и устанавливаются ареалы их в настоящее время.

Попытка восстановить историю заноса и пути распространения американского сорняка *Amaranthus albus* L. на территории нашей страны и установить его современный ареал сделана автором в ранее опубликованной работе (Буянкин, 1974). В настоящей статье предлагается вниманию

аналогичный материал по двум другим видам *Amaranthus* — щирице колосистой *A. retroflexus* L. и жминдовидной *A. blitoides* S. Wats.

Первые сведения о распространении *A. retroflexus* приводятся в работе А. И. Мальцева (1909), позднее в более широком плане этот вопрос осветил И. Т. Васильченко (Районы распространения. . ., 1935). О распространении этого вида имеются обширные материалы лишь для Зауралья (Красовский, 1956). Для большей части страны время заноса щирицы колосистой и ее современный ареал не установлены.

Время заноса *A. blitoides* в разные зоны неоднократно регистрировалось многими исследователями с 1927 по 1958 гг. (Котов, 1927; Васильченко, 1939; Пономарев, 1946; Викулова, 1951; Мирошниченко, 1958). В последние годы большая работа выполнена Ю. Д. Гусевым (1964, 1971, 1972). Однако ареал щирицы жминдовидной и в настоящее время продолжает расширяться. Это подтверждается ботаническими находками в районах, где этот сорняк ранее не встречался (Еременко, 1974). Некоторые авторы справедливо указывают, что ареал щирицы жминдовидной требует уточнения (Гештовт и др., 1972).

В нашей работе были использованы гербарные материалы Ботанического института АН СССР (БИН), Всесоюзного института растениеводства (ВИР), Главного ботанического сада АН СССР, Института ботаники Сибирского филиала АН СССР, Института ботаники АН Казахской ССР (АН КазССР), Института биологии АН Киргизской ССР (АН КиргССР), Института ботаники АН Туркменской ССР (АН Турк. ССР), Института ботаники АН Узбекской ССР (АН УзССР), Института ботаники АН Украинской ССР (АН УССР), Научно-исследовательского института сельского хозяйства (НИИСХ) Юго-Востока, Ленинградского (ЛГУ), Московского (МГУ), Саратовского, Казахского (Каз. ГУ), Ташкентского (Таш. ГУ) и Харьковского университетов, Уральского и Волгоградского педагогических институтов.

Для решения поставленной задачи в Гербариях было просмотрено 1106 листов со щирицей колосистой и 228 — со жминдовидной. Кроме того, использован наш собственный гербарий, собранный в различных местах Уральской обл. и вдоль железной дороги от Уральска до Целиноградa (Оренбургская, Челябинская, Кустанайская, Тургайская и Целиноградская области). Поскольку по щирице жминдовидной гербарного материала недостаточно, шире использовались и литературные источники.

Amaranthus retroflexus. По мнению А. Д. Фурсаева и Т. М. Минаевой (1934), щирица колосистая является сорняком европейского происхождения. Большинство же авторов считают, что родина этого растения — Северная Америка, откуда оно было завезено в страны Старого Света. О времени его заноса также существуют противоречивые мнения. Ряд исследователей полагают, что щирица колосистая была занесена в XIV в. в Италию (Мальцев, 1937; Корнилова, Ащеулова, 1954; Красовский, 1956). По другим сведениям, этот вид впервые в 1750 г. исследовал К. Линней в Ботаническом саду Швеции, откуда он распространился по всей Европе. В Швецию это растение было занесено в виде семян из штата Пенсильвания (Котт, 1955; Allen, 1959). Позднее, в 1783 г., оно встречалось во Франции, в 1785 г. — в Италии, в 1791 — в Венгрии, в 1794 — в Германии, в 1831 — в Австрии (Allen, 1959).

В отечественной литературе длительное время существовало мнение, что в России щирица колосистая была обнаружена в 60—70-х годах прошлого столетия (Сорные растения. . ., 1934; Мальцев, 1937; Корнилова, Ащеулова, 1954; Белозеров, 1957; Черепнин, 1961). В более поздних сообщениях (Гусев, 1964) дается ссылка на работы Биберштейна (Bieberstein, 1808) и Видемана (Wiedemann, 1852), в которых уже отмечается наличие щирицы колосистой в России. Проведенное нами детальное изучение материалов ведущих гербарных хранилищ страны вскрыло многочисленные факты ранних находок щирицы колосистой. Наиболее старые сборы имеются из южной части Европейской России. В Гербарии МГУ хранится самый ранний экземпляр щирицы колосистой, собранной в России Л. Ф. Гольдбахом в 1807 г. в г. Елизаветграде (ныне Кировоград). В 1827 г.

там же ее собирал А. К. Бошняк. В Гербарии БИНа также имеются ранние сборы этого сорняка, выполненные И. Д. Прескоттом в 1823 г. в Астраханской губернии и К. Ф. Ледебуром в 1818 г. — в дельте р. Волги (?). Там же находятся гербарные листы щирицы колосистой, собранные в Екатеринославской губ. (ныне Днепропетровская обл.) неизвестными авторами, датированные 1827 и 1832 гг. В 1824 г. растение было отмечено неизвестным автором в Херсоне (Гербарий АН УССР). В это же время щирица колосистая встречалась и на Кавказе. Так, К. А. Мейер собирал ее на побережье Каспийского моря еще в 1829—1830 гг. (Гербарий БИНа). Несколько позже, в 1842 г., она найдена А. Демидовым в Крыму в Симферополе.

Ранние сборы имеются также из более северных и восточных частей России. Например, гербарный лист М. А. Максимовича датирован 1824—1826 гг.; сбор растений сделан в Москве (Гербарий МГУ). Имеются сборы неизвестных авторов из Саратова (1832 г.), Киева (1838 г.) и из Воронежской обл. (1838 г.) (Гербарий БИНа). Почти одновременно в 1840 г. щирица колосистая была найдена Г. С. Карелиным и И. П. Кириловым в Восточном Казахстане у г. Бухтарминска, и Кюлевейном в 1846 г. — в Петербурге.

В 40-х годах прошлого века она уже встречалась в г. Ревеле (Таллин) и некоторых других пунктах Прибалтики (Wiedemann, 1852). Ю. Шелл собирал ее в 1848 г. в Оренбурге (Гербарий БИНа).

Таким образом, уже в первой половине XIX в. щирица колосистая встречалась в различных районах России.

Во второй половине прошлого века было собрано большое число гербарных листов щирицы колосистой со всех губерний европейской части России, вплоть до 60° северной широты на северо-западе. Наиболее часто она отмечалась опять-таки для южных районов страны. В 1854 г. в Новороссийске щирицу колосистую собирал С. С. Щеглеев, 1869 г. она впервые отмечена для Кишинева (Гербарий БИНа). На этикетке В. М. Черняева от 1860 г. имеется указание, что эта «сорная трава растет во всей Украине» (Гербарий АН УССР). Это подтвердилось многочисленными сборами ботаников в последующие годы. Так, в Одессе она зарегистрирована в 1865 г. Бертольди, в Таганроге — в 1875—1877 гг. И. Ф. Крамсаковым (Гербарий МГУ), в Харькове — в 1877 г. С. Н. Милютиным, в Мелитополе — в 1878 г. С. И. Коржинским, в Азове — неизвестным автором в 1867 г.

Одновременно продолжается распространение щирицы колосистой на Кавказе. В 1865 г. она была собрана Брунсом в Бакинской губернии, в 1871 г. — Ситовским в Тифлисе. Имеются также сборы В. Ф. Бротеруса за 1877 г. (Гербарий БИНа).

В это же время наблюдается сильное распространение сорняка в губерниях Центрально-черноземной зоны и Нечерноземья. Например, в гербарии БИНа имеется несколько листов Н. Довнара за 1857—1862 гг., сделанные им в Могилевской провинции. И. Г. Борщов в 1859 г. отмечал сорняк в Новоузенске Самарской губ. (Гербарий БИНа). В БИНе находится также гербарный лист 1860 г. неизвестного автора из Курской губ., на котором указано, что растение «произрастает в неимоверных количествах». В 1866 г. Захарьевым сделаны сборы в Рязани, а Теховским — в Ярославской губернии. В 1869 г. щирица колосистая была собрана Л. Грунно в Орловской (Гербарий БИНа), а В. Вяземским — в Калужской и Тамбовской губернии (Гербарий МГУ). В следующем 1870 г. К. А. Гольде фиксирует ее для Волынской флоры (Гербарий ЛГУ).

К концу 60-х и началу 70-х годов прошлого века щирица колосистая становится обычным сорняком в центральной и южной частях России. В это время наблюдается расширение ее ареала на север, восток и юго-восток страны. А. Беккер находит ее в 1869 г. в Западном Казахстане на полуострове Мангышлак.

В 1870—1880 гг. были сделаны сборы Клеменсоном и Писаревым в Красноярском крае, Гольде в 1884 г. — в Омской губ., А. Э. Регелем в 1877 г. — в Киргизии, С. М. Смирновым в 1874 г. в Каракалпакии (Гербарии БИНа и МГУ). С. Коржинский в 1875 г. находил щирицу колосистую в Казанской, Ю. Шелл в 1876—1879 гг. в Пермской и Виленской губернии. Впер-

вые неизвестными авторами она собрана в Пензенской (1877 г.) и Тверской (ныне Калининской обл.) (1873 г.) губернии (Гербарий БИНа). И. Ф. Мейснер в 1882 г. отметил ее для Костромской, Т. Киликовский в 1883 г. — Симбирской (ныне Ульяновская обл.) губерний (Гербарий МГУ).

На рубеже XX в. растение замечено в окрестностях г. Ашхабада (Д. И. Литвиновым в 1897 г.), г. Верного (ныне Алма-Ата, Ю. Килломаном в 1894 г.), г. Кустаная (И. Ф. Крюковым в 1898 г.), в Барнаульском округе (И. Е. Шавровым в 1890 г.), в Прибайкалье — в 1891 г. и на Дальнем Востоке в 1898 г. (Гербарий БИНа, АН КазССР). В 1896 и 1899 гг. оно зарегистрировано в Псковской обл. (Пуринг, 1898, 1901).

Анализ имеющегося материала показал, что уже к началу XX в. контуры ареала щирицы колосистой в основном сложились. Это растение было широко распространено во всех земледельческих губерниях европейской части России. Кроме того, имелись первичные очаги распространения в различных районах Казахстана, Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, а также на Дальнем Востоке.

В последующие годы наблюдались быстрое расселение сорняка из первичных очагов и слияние отдельных районов распространения в сплошной ареал.

К началу 30-х годов нашего столетия, по мнению И. Т. Васильченко, северной границей распространения щирицы колосистой стала линия Ленинград, Вологда, Вятка, Пермь, Тобольск, северная часть Байкала, устье Амура (Районы распространения. . ., 1935).

Многочисленные гербарные материалы различных авторов показывают, что граница эта сохранилась и теперь. Однако есть сведения, что растение может произрастать и в более северных районах. Так, щирица колосистая была собрана в 1966 г. на юге Архангельской обл. у станции Котлас (Гербарий ЛГУ). В ВИРе хранятся 18 гербарных листов И. А. Иванова, выполненных им в 1969—1971 гг. в г. Якутске. Ранее было установлено, что в новых северных местообитаниях щирица колосистая очень скоро натурализуется (Remmel, 1958).

***Amaranthus blitoides* S. Wats.** По литературным данным, родиной щирицы жминдовидной является Северная Америка, откуда она распространилась во многие страны мира (Владимиров, 1946; Котт, 1961; Аббасов, 1967; Гештовт и др., 1972). Занос щирицы жминдовидной в Россию, очевидно, произошел сравнительно недавно. Существует мнение, что семена ее попали в южно-русские порты с корабельным балластом (Владимиров, 1946).

Однако мы полагаем, что это произошло при закупке продовольственного зерна и посевного материала (особенно люцерны) за границей, что имело место и в Западной Европе (Allen, 1959). Это подтверждается тем, что щирица жминдовидная была обнаружена впервые Н. В. Андросовым в 1908 г. вдали от морских портов в Казахстане близ г. Челкар Актюбинской обл. (Гербарий БИНа и Таш. ГУ). Коллектор определил ее как *Amaranthus blitum* Kunth, и эта ошибка была исправлена лишь в 30-х годах И. Т. Васильченко и А. Бутковым. Очевидно, занесена щирица жминдовидная была значительно раньше, так как уже в 1908 г. «она встречалась по песчаным степям и на огородах». К тому же Н. В. Андросов в следующем 1909 г. обнаружил это растение «на лугу у станции Берчогур», что на 90 км северо-западнее Челкара (гербарий АН КазССР). Еще через 4 года сорняк был найден М. Д. Спиридоновым в 160 км северо-восточнее Челкара у г. Иргиз «по берегам реки Иргиз». А в 1916 г. Ф. Дижальчев (?) собирал щирицу жминдовидную уже в Казалинском уезде Сыр-Дарьинской области за сотни километров от места первого сбора (Гербарий БИНа). Указанные пункты, очевидно, оказались первичными очагами распространения нового растения. Отсюда оно вскоре (1923 г.) проникло на север в Кустанайскую обл. и на юг в Среднюю Азию (Гербарий БИНа).

Распространению сорняка в значительной мере способствовали железные дороги (Гусев, 1971). Уже в 1923 г. растение было собрано М. Г. Поповым и А. И. Введенским на станции Хилково Миргачульского уезда Сыр-Дарьинской обл. (Гербарий Таш. ГУ). В 1925 г. М. Г. Попов обнару-

жил щирицу жминдовидную уже в Узбекистане в Джизакском уезде в саду (Гербарий Таш. ГУ). Как и в предыдущих случаях, растение определялось неверно. Впервые в Средней Азии правильно определили щирицу жминдовидную А. И. Введенский и П. А. Гомолицкий, которые нашли ее в окрестностях Ташкента (Гербарии БИНа, МГУ, Таш. ГУ).

В начале 30-х годов XX в. сорняк получил широкое распространение в ряде пунктов Узбекистана и южного Казахстана (Гербарий АН УзССР, МГУ, Таш. ГУ).

В 1939 г. Н. Н. Каден находит его уже в Туркмении в г. Ашхабаде. В Киргизии он найден в г. Фрунзе в 1939 г. и в г. Ош — в 1943 г. (Васильченко, 1939; Гербарий АН КиргССР).

В новых районах щирица жминдовидная проявляет себя вначале как рудеральное растение, т. е. произрастает на мусорных местах, на свалках, у жилья, вдоль дорог и т. д. (Владимиров, 1946; Аббасов, 1967; Гусев, 1971).

Существует мнение, что в европейской части России щирица жминдовидная впервые появилась в 1926 г. на Украине (Мирошниченко, 1958). Однако в Гербарии БИНа имеется экземпляр растения, собранного Е. Пиляковым в 1915 г. в Николаевском уезде Самарской губ. Автор сбора ошибочно определил свою находку как *A. blitum*. Правильное определение растения сделано Ю. Д. Гусевым лишь в наши дни (Гербарий БИНа). Наличие столь раннего сбора указывает на существование в начале нашего века второго очага распространения сорняка, оказавшего большое влияние на засорение полей в степях европейской части России.

Уже в начале 30-х годов щирица жминдовидная в Саратовской обл. становится сегетальным сорняком, так как широко встречается в посевах сельскохозяйственных культур (в Гербарии НИИСХ Юго-Востока имеется 27 сборов 1931—1935 гг. с полей института). Вскоре она была занесена и в соседнюю Воронежскую обл., где в 1946 г. встречалась «довольно обычно» (Голицын, 1947). Распространяясь вдоль железных дорог в северном направлении, в 1942 г. она появляется в г. Ульяновске (Голицын, 1945), а в 1949 г. — в г. Москве (Гербарий Главного ботанического сада АН СССР). Л. Е. Родин и Д. В. Лебедев отмечают, что в 1932 г. в Заволжье щирица жминдовидная являлась рудеральным растением (Гербарии БИНа, ЛГУ), а к концу 30-х—началу 40-х годов она уже широко распространяется в Куйбышевской обл. в посевах сельскохозяйственных культур (Владимиров, 1946). В Оренбургской обл. щирица жминдовидная появилась не позже 1930 г. (Городкова-Селиванова, Гербарий БИНа, ЛГУ), а не в 1939 г., как указывает Н. В. Викулова (1951). Затем в 1934 г. она замечена, но не определена С. Г. Колмаковым (1935), как редкое растение флоры Уральской обл. (Гербарий БИНа). В это же время Н. Н. Каден находит щирицу жминдовидную в г. Калач-на-Дону Сталинградской (ныне Волгоградской) обл. (Гербарий МГУ). И. Т. Васильченко, ссылаясь на свидетельства Ф. Ческиса, указывает на массовое появление сорняка в 30-х годах в окрестностях Ростова-на-Дону (Васильченко, 1939). Очевидно, он отсюда проник на Украину, где в 1926 г. был впервые обнаружен в Харькове, в 1929—1930 гг. — в Винницкой и Ворошиловградской областях, а в 1944 г. — в Киеве (Гербарий АН УССР; Котов, 1927, 1934, 1945).

Быстрое расселение сорняка заставило обратить на него серьезное внимание, и в 1934 г. щирица жминдовидная была введена в список карантинных сорняков. Однако эта мера запоздала, а отсутствие радикальных мероприятий по борьбе с сорняком способствовало его дальнейшему распространению по всей Украине, в Крыму, на Северном Кавказе, в Поволжье, Средней Азии, Казахстане, Сибири и на Дальнем Востоке.

И. Т. Васильченко по данным 1938 г. указал следующие (северную и восточную) границы распространения щирицы жминдовидной: север Украины, среднее Поволжье, Южный Урал, затем граница поворачивает на юг и проходит в Казахстане через Кустанайскую, Актюбинскую, Сыр-Дарьинскую, Джамбульскую и Алма-Атинскую области. Крайне восточным пунктом автор считал г. Алма-Ату (Васильченко, 1939). Такую же область распространения указал А. В. Мошечкин (1939).

Однако гербарные материалы Алтайского подотдела Русского географического общества свидетельствуют о наличии на Алтае третьего, восточного, очага распространения щирицы жминдовидной. В. И. Верещагин собирал это растение в г. Барнауле «на огородах» еще в июле 1922 г. Кроме того, А. И. Мальцев в 1936 г. сообщил о появлении щирицы жминдовидной и на Дальнем Востоке.

Из последних работ выяснилось, что был еще один очаг распространения щирицы жминдовидной — Предуралье. Так, в Кировской обл. этот сорняк как редкое растение отмечался еще в 1916 и 1920 гг. (Определитель. . ., 1975). Отсюда он, очевидно, проник в соседнюю Удмуртию, где известен с 1930 г. (Гусев, 1976б). В начале 40-х годов растение появилось в Башкирии (Котов, Карнаух, 1945). В г. Троицке Челябинской обл. щирица жминдовидная обильно произрастала в 1945 г. по берегам рек, на улицах, дворах, образуя заросли (Пономарев, 1946). Сюда она, очевидно, проникла или из соседней Кустанайской обл. КазССР или из Башкирии. А. А. Гроссгейм (1949) отмечает этот сорняк на Апшероне и нескольких районах Центрального Закавказья. К этому времени произошло соединение среднеазиатского и сибирского очагов распространения, что подтверждается сборами 1949 г. В. П. Голоскокова и Ворошилова в юго-восточном и восточном Казахстане (Гербарий БИНа, Главного ботанического сада АН СССР и АН КазССР).

В 50-х годах щирица жминдовидная отмечена в Вологодской и Костромской областях, на юге Эстонии, в Коми АССР (Белозеров, 1957; Гусев, 1972). В конце 60-х годов растение появилось в Белоруссии в Брестской, Витебской, а в 1975 г. — в Могилевской области (Гусев, 1976а); в 1967 г. было обнаружено в Ленинградской, а в 1969 г. — в Новгородской обл. (Гусев, 1971, 1975). В 1976 г. этот вид отмечается во флоре Татарии и Марийской АССР (Гусев, 1977). В это же время продолжается распространение щирицы жминдовидной на востоке страны. В 1957 г. она собрана Н. Бегляновой в окрестностях г. Красноярска, в 1967 г. — И. Нейфельдом в нескольких районах Хакассии (Черепнин, 1961; Гербарий Института ботаники Сибирского филиала АН СССР). Наличие сорняка подтвердилось также находками в 1971 г. в других районах Хакассии (Еременко, 1974). В настоящее время наблюдается распространение его на север Предуралья. Так, например, в 1975 г. щирица жминдовидная впервые найдена в г. Перми на железнодорожных путях (Гусев, 1976б).

В последних экспедициях сотрудниками ВИРа собран большой гербарный материал по щирице жминдовидной на Украине, Кавказе, в Казахстане (в Целиноградской и Павлодарской областях), Средней Азии (Узбекистан, Таджикистан), в Сибири (Омская обл. и Красноярский край) и на Дальнем Востоке (Гербарий ВИРа). На основании имеющихся сейчас материалов можно считать, что первичные очаги распространения сорняка сейчас слились в единый ареал. Эти материалы свидетельствуют также, что щирица жминдовидная сохраняет тенденцию к расширению ареала на север и восток СССР.

В настоящее время граница ареала сорняка в посевах сельскохозяйственных культур проходит приблизительно через северную часть Украины, через Брянскую, Орловскую, Липецкую, Тамбовскую, Пензенскую, Ульяновскую, Куйбышевскую и Оренбургскую области. Далее она прослеживается по северным областям Казахстана и доходит до юга Красноярского края. Здесь граница прерывается и вновь возобновляется от среднего течения р. Амура до побережья Татарского пролива. Севернее этой границы щирица жминдовидная встречается изредка, в основном на рудеральных местах и вдоль железных дорог.

ЛИТЕРАТУРА

А б б а с о в Я. М. (1967). Щирица жминдовидная. Защита растений, 5. — Б е л о з е р о в П. И. (1957). О распространении сорняков из семейства Амарантовых на север европейской части СССР. Бот. ж., 42, 3. — Б у я н к и н В. И. (1974).

Распространение *Amaranthus albus* L. (*Amaranthaceae*) в СССР. Бот. ж., 59, 6. — Васильченко И. Т. (1939). О распространении карантинного сорного растения — щирицы жминдовидной на территории СССР. Природа, 12. — Викулова Н. В. (1951). О распространении сорняка *Amaranthus blitoides* S. Wats. и борьбе с ним. Тр. Чкаловск. СХИ, 4, 2. — Владимиров И. Ф. (1946). Щирица жминдовидная и меры борьбы с ней. — Гештовт Ю. Н., Ж. Асылбеков, А. Иканбаев. (1972). Борьба с щирицей жминдовидной. Защита растений, 6. — Голицын С. В. (1945). К вопросу об антропохорных миграциях растений. Сов. бот., 13, 6. — Голицын С. В. (1947). О железнодорожных растениях. Сов. бот., 15, 5. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Гусев Ю. Д. (1964). Натурализация американских растений в бассейне Финского залива. Бот. ж., 49, 9. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам северо-запада европейской России. Бот. ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1972). Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР. Бот. ж., 57, 5. — Гусев Ю. Д. (1975). Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР. Бот. ж., 60, 3. — Гусев Ю. Д. (1976а). Адвентивные растения, новые для Витебской и Могилевской областей. Бот. ж., 61, 3. — Гусев Ю. Д. (1976б). Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области. Бот. ж., 61, 4. — Гусев Ю. Д. (1977). Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге. Бот. ж., 62, 3. — Еременко В. П. (1974). Проникновение злостного сорняка *Amaranthus blitoides* S. Wats. в Хакассию. Спб. вестн. с.-х. науки, 1. — Колмаков С. Г. (1935). Материалы по флоре Западного Казахстана. — Корнилова В. С., А. Е. Ащеулова. (1954). Семейство щириевых — *Amaranthaceae* Juss. в Казахстане. Уч. зап. Казахск. гос. унив., 14, 4. — Котов М. И. (1927). Новые материалы к флоре Харьковского округа. Отд. отт. из Науков. запис. Харк. Науково-Дослід. Кафедри бот., т. I. — Котов М. И. (1934). Про поширення новых адвентівных рослин на Україне. Инст. бот. ВУАН, 3. — Котов М. И. (1945). О нахождении в Киеве адвентивного карантинного сорняка *Amaranthus blitoides*. S. Wats. Бот. ж., 30, 4. — Котов М. И., Е. Д. Карнаух. (1945). О нахождении в СССР нового адвентивного растения *Collomia linearis* Nutt. Бот. ж., 30, 4. — Котт С. А. (1955). Сорные растения и меры борьбы с ними. — Котт С. А. (1961). Сорные растения и борьба с ними. — Красовский П. Н. (1956). Щирица колосистая в Зауралье (эколого-географическая характеристика). Изв. Еств.-научн. инст. при Молотовск. гос. унив. им. А. М. Горького, 13, 9. — Мальцев А. И. (1909). Распространение в России важнейших видов полевых сорных растений. Тр. Бюро по прикл. бот., 5—6. — Мальцев А. И. (1937). Атлас важнейших видов сорных растений СССР, 1. — Мирошниченко Е. Я. (1958). О распространении сорняка *Amaranthus blitoides* S. Wats. Бот. ж., 13, 11. — Мошечкин А. В. (1939). Карантинные сорняки. — Определитель растений Кировской области. (1975). 1. — Пономарев А. Н. (1946). *Amaranthus blitoides* S. Wats. в г. Троицке Челябинской области. Сов. бот., 14, 6. — Пуринг Н. И. (1898). Очерк растительности западной части Псковской губернии. Тр. Имп. СПб. общ. естествоисп., 28, 3. — Пуринг Н. И. (1901). Исследования флоры Псковской губернии за 1899 и 1900 г. — Районы распространения важнейших сорных растений в СССР (1935). Под ред. В. Н. Любименко, А. И. Мальцева, И. Т. Васильченко и др. — Сорные растения СССР. (1934). 1. Под редакцией Б. А. Келлера, В. Н. Любименко, А. И. Мальцева и др. — Фурсаев А. Д., Т. М. Минаева. (1934). Ботанические находки в археологическом материале. Сов. бот. II, 3. — Черепнин Л. М. (1961). Флора южной части Красноярского края, 3. — Allen P. (1959). *Amaranthaceae* apud G. Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 2 Aufl. III, 2. — Remmel A. (1958). Tartu riikl. ülikooli toimet., 64, Botaan-alased. töod, I. — Wiedemann F. I. (1852). Beschreibung der phanerogamischen Gewäche Esth.-Liv.-und Curlands.

Уральская сельскохозяйственная опытная станция,
Уральск.

Получено 26 I 1976.

УДК 632.51 (470.316)

Е. В. Шлякова

СЕГЕТАЛЬНЫЕ СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ ЯРОСЛАВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

E. V. SHLYAKOVA. SEGETAL WEED PLANTS OF YAROSLAVL REGION OF VOLGA UPPER REACHES

В посевах Ярославского Поволжья выявлено 118 видов сегетальных сорных растений (антропохоров и апофитов); из них хамефитов — 5 видов, гемикриптофитов — 41, криптофитов — 9, гемикриптофитов-геофитов — 3, гемитерофитов — 6, терофитов — 54. Видов, в обилии 3 балла засоряющих посевы озимых, — 15, яровых — 21, пропашных культурных растений — 20, в посевах многолетних трав — 18, в однолетних травосмесях — 13. В южной части области в подзоне смешанных лесов становится обременительным *Echinochloa crus-galli*.



Населенные пункты Ярославской области, в окрестностях которых автором обследованы посевы.

Территория Ярославского Поволжья совпадает с Ярославской областью (см. Богачев, 1964б). Северная часть ее относится к подзоне южной тайги, южная — к подзоне смешанных лесов. Граница между ними проходит в районе городов Ярославля и Углича. Согласно «Краткому агроклиматическому справочнику по Ярославской области» (1958), здесь имеются два агроклиматических района: первый охватывает подзону южной тайги (суммы температур выше +10° — 1850—1900°), второй включает подзону смешанных лесов (суммы температур выше +10° — 1900—2000°). Почвы области относятся к дерновоподзолистым, лишь на крайнем юго-востоке Переславльского района имеются серые пылевато-суглинистые почвы, а на побережье озера Неро — темноцветные солончаковатые (Великанов, 1958).

Виды сорных растений Ярославского Поволжья упоминаются в работах А. С. Петровского (1868а, б; 1880), А. М. Дмитриева (1899), А. И. Мальцева (1913), А. А. Сняткова и др. (1913), Н. И. Шаханина (1926, 1929, 1945), Н. В. Шипчинского (1928), В. А. Варенцова (1927), А. П. Массальского (1929), В. П. Дворникова (1930), В. К. Богачева (1964а, б), В. К. Богачева и др. (1964), Е. Г. Грачевой и А. Г. Скорняковой (1974), В. В. Гороховой и Л. В. Вороновой (1974). В «Определителе растений Ярославской области» (1961) наряду с видами всей флоры области указаны и сорные растения.

В 1973 и 1975 гг. мы обследовали поля Ярославского Поволжья с целью изучения их засоренности и уточнения видового состава основных сорняков посевов всех возделываемых культурных растений (см. рисунок). Изучена засоренность полей в 13 колхозах и совхозах в окрестностях городов Данилова, Ярославля, Ростова, Переславля-Залесского и поселков Андроники, Толбухина, Глебовского, Семибратова, Новоникольска, Деболовского, Красного, Дубровиц. Всего обследовано 190 полей.

При работе использована методика маршрутного исследования, рекомендованная А. И. Мальцевым (1909).

Биологические группы полевых сорных растений Ярославской области показаны в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Биологические типы сегетальных сорных растений посевов Ярославского Поволжья

Хозяйственно-биологические группы растений	Сорные растения			
	общее число видов	многолетники	двулетники	однолетники
Озимые посева 1972 и 1974 гг.	62	29	4	29
Озимые посева 1975 г.*	39	17	1	21
Яровые	79	39	5	35
Пропашные	67	26	2	39
Многолетние травы	74	42	6	26
Однолетние травосмеси	46	23	2	21

* Озимые растения (табл. 1 и 2) посеяны в 1972, 1974 и 1975 гг., обследованы в 1973 и 1975 гг., так же как и другие культурные растения.

В области возделываются озимые рожь и пшеница, яровые — ячмень, овес и яровая пшеница, кроме того, выращиваются пропашные — картофель, капуста, морковь, лук, цикорий и кормовые корнеплоды. Многолетние травы представлены посевами клевера, его смесями с луговыми

злаками и одновидовыми посевами злаков. Однолетние травосмеси составлены из овса и гороха, а также из овса, гороха и подсолнечника.

Видовой состав полевых сорных растений, часто встречающихся в посевах Ярославской области, показан в табл. 2.[1]

Как видно из табл. 2, среди сорных растений выделяются виды, способные засорять в обилии 3 балла посевы всех или только части хозяйственно-биологических групп культурных растений; следовательно, среди изученных сорных растений есть виды с различной пластичностью и конкурентоспособностью.

Первую группу составляют виды с наиболее сильной конкурентной способностью, произрастающие в посевах всех хозяйственно-

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав сегетальных сорных растений посевов Ярославского Поволжья

Вид	Жизненная форма	Озимые				Яровые		Пропашные		Многолетние травы		Однолетние травосмеси	
		1972 и 1974 гг.		1975 г.									
		число полей (в %), на которых отмечен вид											
		общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла
Achillea millefolium	Н	26	19	12	—	25	12	14	—	42	36	10	—
Alchimilla vulgaris (s. l.)	Н	4	—	—	—	6	—	18	—	18	15	10	—
Artemisia absinthium	Н	19	9	—	—	6	—	—	—	18	—	—	—
A. vulgaris	Н	4	—	2	—	3	—	6	—	12	3	—	—
Atriplex patula	Т	9	—	—	—	—	—	3	—	6	—	—	—
Barbarea vulgaris	НТ	65	65	27	12	60	30	20	8	30	27	30	30
Brassica campestris	Т	—	—	3	—	8	—	6	—	—	—	20	—
Capsella bursa-pastoris	Т	17	12	24	16	22	22	50	22	6	—	—	—
Centaurea cyanus	Т	40	21	30	20	40	15	10	3	15	3	60	30
Cerastium caespitosum	Т	—	—	2	—	10	—	10	—	12	—	10	—
Chenopodium album	Т	13	—	16	—	6	6	80	50	18	—	50	20
Cirsium lanceolatum	НТ	19	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—
C. setosum	G	52	35	32	20	67	54	30	14	45	24	70	70
Echinochloa crus-galli	Т	—	—	—	—	—	—	25	17	—	—	—	—
Elytrigia repens	G	49	30	4	—	19	19	44	25	42	36	20	10
Equisetum arvense	G	—	—	—	—	40	24	22	8	18	6	30	20
Erodium cicutarium	Т	9	—	6	—	2	—	14	—	—	—	—	—
Erysimum cheiranthoides	Т	22	—	6	—	10	—	44	8	3	—	10	—
Fumaria officinalis	Т	—	—	18	—	—	—	8	—	—	—	—	—
Galeopsis bifida	Т	4	—	14	—	22	—	8	—	—	—	50	—
Galium uliginosum	Н	9	—	2	—	3	—	—	—	—	—	10	—
Gnaphalium uliginosum	Т	4	—	—	—	6	—	6	—	3	—	—	—
Gypsophila muralis	Т	22	9	—	—	6	—	3	—	6	—	—	—
Knautia arvensis	Н	—	—	—	—	19	—	—	—	—	—	10	—
Lamium purpureum	Т	4	—	2	—	8	—	3	—	—	—	—	—
Lapsana communis	Т	4	—	—	—	6	6	—	—	—	—	—	—
Leontodon autumnalis	Н	4	—	2	—	6	—	8	—	21	6	—	—
Leucanthemum vulgare	Н	4	—	—	—	3	—	23	—	27	—	10	—
Linaria vulgaris	G	9	—	6	—	16	—	3	—	3	—	—	—
Matricaria discoidea	Т	—	—	14	5	4	—	8	—	—	—	10	—

[1] Латинские названия даны по «Флоре СССР» (1934—1964), «Флоре средней полосы европейской части СССР» Ф. П. Маевского (1964), «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Жизненная форма	Озимые				Яровые		Пропашные		Многолетние травы		Однолетние травосмеси	
		1972 и 1974 гг.		1975 г.									
		число полей (в %), на которых отмечен вид											
		общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла	общая встречаемость	в обилии 3 балла
Melandrium album	H	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—
Mentha arvensis	G	9	—	—	—	8	2	10	—	—	—	10	—
Plantago major	H	60	49	2	—	40	18	10	—	30	30	10	—
Polygonum aviculare	T	9	—	—	—	—	—	6	—	15	—	—	—
P. convolvulus	T	26	—	12	—	8	—	14	—	6	—	10	—
P. lapathifolium	T	—	—	—	—	10	4	44	22	3	—	10	10
Potentilla anserina	Ch	9	—	—	—	10	4	3	—	12	9	10	—
P. intermedia	H	10	4	2	—	17	4	—	—	54	33	10	—
Ranunculus repens	Ch	43	26	10	—	18	18	22	3	12	12	20	—
Raphanus raphanistrum	T	19	—	63	50	37	10	30	22	18	9	10	—
Rumex acetosella	HG	35	26	22	16	36	24	16	9	15	46	40	30
R. crispus	H	4	—	—	—	3	—	3	—	15	—	—	—
Scleranthus annuus	T	19	—	6	—	25	8	3	—	6	—	—	—
Senecio vulgaris	T	—	—	4	2	3	—	30	4	—	—	—	—
Sinapis arvensis	T	4	—	—	—	6	—	3	—	6	—	10	—
Sonchus arvensis	G	—	—	2	—	30	22	25	11	6	—	10	—
Spergula sativa	T	13	—	20	9	10	10	14	10	9	2	40	20
Stachys palustris	G	19	—	—	—	40	30	10	3	3	—	20	20
Stellaria media	T	30	25	24	20	28	12	65	25	18	—	20	—
Tanacetum vulgare	H	22	—	8	—	15	—	—	—	36	12	—	—
Taraxacum officinale	H	36	—	—	—	30	10	6	—	36	21	30	—
Thlaspi arvense	T	18	1	12	10	8	—	30	20	—	—	20	—
Tripleurospermum inodorum	T	65	60	35	20	51	40	30	10	51	42	40	10
Tussilago farfara	G	19	—	2	—	6	—	—	—	3	—	—	—
Urtica dioica	H	19	—	—	—	6	—	3	—	18	—	10	—
Viola arvensis	T	60	22	26	22	50	22	44	20	21	9	40	30

Примечание. Ch — хамефиты, H — гемикриптофиты, G — геофиты, HT — гемитерофиты, T — терофиты.

биологических групп культурных растений, возделываемых в области. Это 3 многолетника — корневищный *Elytrigia repens*, корнеотпрысковые *Cirsium setosum* и *Rumex acetosella*, двулетник (многолетник) *Barbarea vulgaris*, зимующие однолетники *Tripleurospermum inodorum*, *Viola arvensis*.

Вторую группу образуют виды, засоряющие посевы четырех хозяйственно-биологических групп культурных растений: корневищный многолетник-апофит *Achillea millefolium* и три обременительных сорных однолетника, семена которых обильны в почве, *Centaurea cyanus*, *Raphanus raphanistrum*, *Stellaria media*.

Третья группа включает виды, которые имеют обилие 3 балла в трех хозяйственно-биологических группах культурных растений: 3 апофита-многолетника — корневищный *Equisetum arvense*, кистекорневой *Plantago major*, стержнекорневой *Taraxacum officinale* и четыре обычных однолетника-антропохора — *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Spergula sativa*, *Thlaspi arvense*.

Четвертая группа — виды, засоряющие посевы двух хозяйственно-биологических групп; они не могут произрастать во всех экологических условиях различных полей, эти виды характерны для

посевов яровых и пропашных культур: корнеотпрысковый *Sonchus arvensis*, корневищный *Stachys palustris* и однолетники — *Polygonum lapathifolium*, *Scleranthus annuus*, *Senecio vulgaris*.

Как показали наши исследования, в Ярославской области натурализуется *Echinochloa crus-galli*, который относится к группе лесостепных и степных сорных растений. Этот вид отмечен на лужайках в Ярославской губернии еще в прошлом веке (Петровский, 1880). В настоящее время он представляет опасность как засоритель не только пропашных, но и яровых культур. Даже в подзоне южной тайги (севернее г. Углича) посевы пропашных засорены этим видом в обилии 2 балла.

Второй представитель экологической группы степных и лесостепных видов [2] — *Setaria glauca* — отмечен в дер. Высоково на юго-востоке Ростовского района в прошлом веке (Петровский, 1880). Но он не распространился так широко, как *Echinochloa crus-galli*. Нами обнаружен только на одном поле в Переславльском районе.

Artemisia absinthium, которую мы также относим к указанной экологической группе, засоряет посевы многолетних трав, озимых и яровых зерновых культур в Переславльском районе.

В посевы Ярославской области внедряются местные виды-апофиты (табл. 2), характерные для естественных лугов, — корневищный *Elytrigia repens*, корнеотпрысковый *Achillea millefolium*, кистекорневой *Plantago major*, а также антропохор *Tripleurospermum inodorum*. Этот процесс в какой-то мере связан со звеньями севооборота, в котором предшественником озимых и льна является клевер.

Видовой состав сорных растений по ярусам следующий: I ярус — 7 сорных видов (6%), II — 17 видов (14%), III — 57 видов (49%), IV — 37 видов (31%).

В заключение приведем состав зарегистрированных нами 118 видов сорно-полевой флоры Ярославского Поволжья по жизненным формам по системе Раункиера (Raunkiear, 1936) и Уйвароши (Ujvarosi, 1952): хамефитов — 5 видов, гемикриптофитов — 41, криптофитов — 9, гемикриптофитов-геофитов — 3, гемитерофитов — 6, терофитов — 54.

ЛИТЕРАТУРА

Богачев В. К. (1964а). К вопросу о генезисе флоры Ярославского Поволжья. Докл. научн. конф. Ярослав. пед. инст., 2, 4.— Богачев В. К. (1964б). Зональное положение и ботанико-географическое районирование Ярославского Поволжья. Бот. ж., 49, 12.— Богачев В. К., Н. М. Беловашина, А. В. Дубровина, А. Г. Острякова. (1962). Некоторые новые для Ярославской области виды растений. Бот. ж., 47, 11.— Богачев В. К., В. В. Горохова, А. В. Дубровина. (1964). Новые данные о местонахождениях редких для Ярославской области видов. Бот. ж., 49, 5.— Варенцов В. А. (1927). К материалам для флоры Переславльского уезда Владимирской губернии.— Великанов Д. А. (1958). Почвенный покров и почвенные районы Ярославской области. Уч. зап. Ярослав. пед. инст., 20, 2.— Гаркави Э. А. (1928). Некоторые наблюдения над флорой окрестностей Ярославля. Тр. Ярослав. естеств.-истор. и краеведч. общ., 4, 2.— Горохова В. В., Л. В. Воронова. (1974). К флоре северо-востока (Даниловско-Сотьевского) флористического района Ярославской области. В кн.: Растит. покров Ярослав. и Костром. Поволжья. Сб. научн. тр., 125 (3).— Грачева Е. Г., А. Г. Скорнякова. (1974). Агрофитоценозы посевов ячменя Тутуевско-Волжского ботанико-географического района Ярославской области. В кн.: Растит. покров Ярослав. и Костром. Поволжья. Сб. научн. тр., 125 (3).— Дворников В. П. (1930). Засоренность посевов зерна в Ярославском и Рыбинском округах. Раб. Ярослав. контр.-семен. станции, 2.— Дмитриев А. М. (1899). Предварительный отчет о флоре Ярославской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., 30, 1.— Краткий агроклиматический справочник по Ярославской области. (1958).— Мальцев А. И. (1909). Элементы сорной растительности на полях Петербургской губернии. Тр. по прикл. бот., 2, 2.— Мальцев А. И. (1913). Ботанический анализ сорных элементов в ячмене лесной области европейской России. Тр. по прикл. бот., 6, 7—12.— Массальский А. П. (1929). Новые редко встречающиеся виды растений Ярославской

[2] Эта группа видов обладает наибольшей жизнеспособностью в качестве полевых сорных растений именно в данных регионах и выделяется нами как самостоятельная экологическая группа.

губернии. Тр. Ярослав. пед. инст., 2, 2.— Определитель растений Ярославской области. (1961).— Петровский А. С. (1868а). Очерк ярославской флоры. Тр. Ярослав. губерн. статист. комитета, 4.— Петровский А. С. (1868б). Ботанико-географический очерк флоры Ярославской губернии. Тр. Ярослав. губерн. статист. комитета, 4.— Петровский А. С. (1880). Флора Ярославской губернии. Тр. Общ. для исслед. Ярослав. губерн. в естест.-истор. отношении, 1.— Сняткова А. А., Г. И. Ширяев, И. А. Перфильев. (1913). Определитель растений лесной полосы северо-востока европейской России.— Шаханин Н. И. (1926). О нахождении *Anthemis arvensis* в Ярославской губернии. Тр. Ярослав. пед. инст., 1, 1.— Шаханин Н. И. (1929). Ботанические экскурсии в северо-восточную часть Ярославской губернии (б. Люблинский уезд) в 1926 г. Тр. Ярослав. пед. инст., 2, 2.— Шаханин Н. И. (1945). Некоторые итоги изучения дикорастущей флоры Ярославской области. Уч. зап. Ярослав. пед. инст., 6, Естествознание.— Шипчинский Н. В. (1928). Сорная растительность полей Ярославской губернии. Рыбинский и тяготеющие к нему уезды.— Raunkiear C. (1936). Plant life forms.— Ujvàrosi H. (1952). Die Unkräutarten der ungarischen Ackerböden und ihre Lebensformanalise. Acta Agronomica Acad. sci. Hung., 2, 3—4.

Ленинград. Получено 6 IV 1976.

УДК 581.527.7 (479.24)

С. Г. Мусаев

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ЗЛАКИ АЗЕРБАЙДЖАНА

S. G. MUSAJEV. NEW ADVENTIVE *POACEAE* OF AZERBAIJAN

В процессе многолетнего изучения злаков Азербайджана и обработки гербарного материала, хранящегося в гербариях Института ботаники АН АзССР, Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а также личных сборов 1967—1976 гг. из большинства ботанико-географических районов Азербайджана было выявлено, что в республике распространено 357 видов и 178 подвидов, относящихся к 119 родам. Ниже приводим 5 видов адвентивных злаков, еще не указывавшихся для территории Азербайджана.

1. ***Beckmannia syzigachne*** (Steud.) Fern.

Для Кавказа еще не приводился (Гроссгейм, 1949). Этот вид известен пока только из одного местонахождения: АзССР, Ленкоранский р-н, озеро Марцо, 12 VI 1956, Д. А. Алиев.

По-видимому, является редким заносным растением.

2. ***Ceratochloa cathartica*** (Vahl.) Herter.

Указывается в качестве культивируемого кормового растения для европейской части СССР, Средней Азии и Западного Закавказья (Цвелев, 1976). Нами он собран на Апшероне 22 VI 1967, где также является хорошим кормовым растением. Надо полагать, что семена этого вида занесены на Апшерон из других стран через Ботанический сад АН АзССР.

3. ***Eleusine triaristata*** (Lam.) Kunth.

Еще не приводился для СССР, однако широко распространен в тропических и субтропических странах (Аргентина, Бразилия, Индия). На территории Азербайджана известен только из одного местонахождения: Ленкоранский р-н, окр. сел. Шоначала, на болотистых местообитаниях, 21 VI 1969, С. Г. Мусаев.

Возможно, семена этого вида занесены из Южной Азии или Китая с семенами тунги и чая, поскольку эти культуры давно возделываются в Талыше.

4. ***Elymus canadensis*** L.

В последнее время (Цвелев, 1976) этот вид отмечается в качестве натурализовавшегося для Южного Алтая. Он известен только из одного местонахождения: Апшерон, окр. пос. Бина недалеко от аэродрома, 15 VIII 1968, С. Г. Мусаев.

Предполагается, что семена пырейника канадского занесены из Северной Америки с воздушным транспортом.

5. ***Zizania aquatica*** **L.**

Subsp. *angustifolia* (Hitchc.) Tzvel.

В пределах АзССР встречается в качестве интродуцированного растения в Дивичинском р-не, оз. Шилянгель, семена получены с Северного Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР.

Институт
ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 13 V 1977.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (063) (100)

Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская,
С. А. Дыренков

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА НА XII МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ (Ленинград, 3—10 июля 1975)

B. P. KOLESNIKOV, A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA, S. A. DYRENKOV. PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS AT THE XII INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (LENINGRAD, 3—10 JULY 1975)

XII Международный ботанический конгресс (XII МБК), проходивший под девизом «Ботаника на службе человечеству», отличался от всех предшествующих мировых форумов ботаников, насчитывающих более чем столетнюю историю, большим интересом его организаторов и участников к охране растительного мира. Впервые в истории ботанических конгрессов эта проблема стояла в центре внимания, ей были посвящены работа специальной секции (18-й), пленарное заседание и межсекционный симпозиум. Многие секции Конгресса также затронули отдельные вопросы охраны растительного мира, а секции «Флористика и ботаническая география» (организаторы Ан. А. Федоров и Б. А. Юрцев), «Экологическая ботаника» (организатор Л. Е. Родин) и «Культурные растения и природные растительные ресурсы» (организаторы П. М. Жуковский и Ал. А. Федоров) провели по ним обсуждения, приняв соответствующие резолюции. Накануне Конгресса в Москве состоялось пленарное заседание Международной ассоциации ботанических садов (МАБС), на котором обсуждались задачи садов по охране редких и исчезающих видов растений. Секциями и Ассоциацией были приняты соответствующие рекомендации, учтенные в Резолюциях XII МБК. Из 18 общих резолюций, принятых Конгрессом на пленарном и заключительном заседаниях, 7 содержат прямые рекомендации по охране растительного мира.

При открытии Конгресса академик А. Л. Тахтаджян[1] в президентском адресе отметил, «что само существование человечества и его будущее зависят от растительного мира» как важного компонента естественной среды обитания человека. Обеднение растительного мира, потеря его экосистемами способности к саморегуляции и стабильности, снижение их продуктивности и прямое уничтожение, усилившиеся в последнее время вызывают тревогу. Охрана биосферы, и в частности растительного мира, определена Тахтаджяном как одна «из наиболее актуальных задач, стоящих перед человечеством». Столь же важной является «проблема пищевых ресурсов в связи с ростом народонаселения», предусматривающая «всестороннее изучение, рациональное использование и бережное сохранение генофонда культурных растений и их дикорастущих сородичей».

Высокая оценка роли ботаники была дана Председателем Совета Министров СССР А. Н. Косыгиным в приветствии участникам XII Между-

[1] «Ботанический журнал», 1976, 61, № 6 : 753—758.

народного ботанического конгресса («Правда», № 186 (20 790) от 5 июля 1975 г.).

Эти вопросы были более детально рассмотрены на специальном пленарном заседании (7 VII 1975), проходившем под председательством вице-президента конгресса О. Хедберга (O. Hedberg, Швеция), видного деятеля Международного союза охраны природы и ее ресурсов (МСОП — IUNSC) и Международного совета научных союзов (МСНС — ICSU). На этом заседании с лекциями выступили ученые, известные в своих странах активной деятельностью по охране растительного мира, — доктор Дж. Х. Корнер (**E. J. H. Corner**, Великобритания) — «Охрана растительного мира. Общие проблемы», профессор П. Дювиньо (**P. Duvigneaud**, Бельгия) — «Ноосфера охраны растительного мира» и профессор **Б. П. Колесников** (СССР) — «Проблемы охраны растительного мира СССР».[2] Лекции сопровождались демонстрацией слайдов.

Дж. Корнер подчеркнул сложность проблемы охраны «растительной жизни» тропиков, опираясь на долголетний опыт своих исследований и научно-общественной деятельности в Юго-Восточной Азии, на островах Индонезии, Океании и в Бразилии. Под охраной растительной жизни он понимает сохранение дикой природы сухопутного и морского ландшафтов с их многообразной растительностью с целью гарантии непрерывности ее существования. Растительный мир находится под угрозой разрушения в результате воздействия трех факторов — быстрого роста народонаселения, усиления и расширения добычи природных ресурсов, особенно полезных ископаемых, машинизации жизни, в результате которой уродуется Земля, вырубаются леса, заиливаются водоемы и т. п. К тому же ботаника как наука, по мнению Корнера, не пользуется авторитетом «среди деятелей политики и промышленности, . . . президентов академий наук. . . и профессоров биологии, . . . все более становится прикладной наукой в таких областях, как сельское хозяйство, лесоводство». Ответственность за это Корнер возлагает на самих ботаников, которые «поворачиваются спиной к 90% растительного мира»,[3] «занимаясь малозначительными проблемами», ведут себя «смиренно и робко». Это наводит на мысль о «мрачных перспективах» и сомнениях в возможности ботаники изменить свое положение в условиях бурного развития экономики. Тем не менее Корнер призвал участников конгресса «положить начало восстановлению нашей (ботаников) репутации» в деле охраны растительного мира. Свой призыв он иллюстрировал примерами успешной организации нескольких заповедников в тропиках благодаря проявленной некоторыми ботаниками инициативе, сотрудничеству с местной общественностью, настойчивости и умелому использованию благоприятных обстоятельств.

По мнению докладчика, для обеспечения успеха охраны растительной жизни необходимы следующие условия: организация в каждой стране научных институтов по охране окружающей среды, в которых ботаники имели бы специальные ассигнования на охрану растительного мира; помощь развивающимся странам, особенно в тропиках, в объеме охраны природы со стороны международных организаций (МСНС, МСОП); активная пропаганда идей охраны природы среди населения; усиление внимания в высшей школе (университеты) к преподаванию естественной истории и ботаники, реорганизация преподавания этих дисциплин с акцентом на охрану растительного мира; поддержка молодых ученых, проявляющих интерес к этим вопросам. Он отметил необходимость сотрудничества ботаников с местными любителями природы и растительного мира, которые «сделали для их охраны больше, чем профессионалы». Корнер особо выделил лесничих заповедников и служителей национальных парков, незаметная и самоотверженная работа которых нуждается в общественном

---

[2] Полный текст лекций публикуется в книге «XII Международный ботанический конгресс» («Наука», 1977), а доклад Б. П. Колесникова в несколько дополненном виде опубликован в «Журнале общей биологии» (1976, № 5).

[3] Имеются в виду растительность и растения тропиков.

признании, лучшей оплате и поощрении. Для них он предложил учредить специальный международный значок или медаль, присуждаемую МСОП.

П. Дювиньо изложил современные представления о структуре биосферы и ее превращении в новое эволюционное состояние — ноосферу, которые развивают основополагающие идеи академика В. И. Вернадского. Он упомянул советских ученых, внесших существенный вклад в развитие учения о биосфере, — В. Н. Сукачева, Л. С. Берга, А. А. Ничипоровича, Л. Е. Родина. В эволюции биосферы Дювиньо выделил огромное событие — появление человека разумного (Homo sapiens), в результате жизнедеятельности которого сложился современный мир с «галопирующей демографией», индустриальным ростом, чрезмерной урбанизацией, загрязнениями, энергетическими кризисами, физическим уродством Земли. Возникла опасность деградации природы, когда «и биосфера, и ноосфера исчезают перед всеобъемлющей техносферой». Дювиньо считает, что, следуя Вернадскому, оценивая сложившееся положение, человечество должно не господствовать над природой, а обеспечить сосуществование с ней и перейти от идеи завоевания природы к идее союза с ней. Для этого необходимо энергично решать многочисленные новые биологические и экологические проблемы. Он особо выделил проблему питания, зависящую от продуктивности биосферы. По данным МБП, продуктивность Земли достаточно велика и способна обеспечить питание больших масс людей. Для этого необходимо максимально разумно использовать растительный мир, принимая во внимание, что люди «все больше становятся вегетарианцами», превращать пастбища (естественные) в возделываемые земли, использовать протеины дикорастущих растений, развивать культуру низших растений (водоросли, бактерии, дрожжи), а главное — интенсифицировать земледелие. Это позволит сократить площадь земель, используемых для производства пищи, что обеспечит и сохранение природы.

Дювиньо указал на необходимость сохранения определенного количества типов природных биогеоценозов для изучения естественной продуктивности, а также балансов влаги и энергии. Следует создать «сеть» небольших эталонных участков площадью до 10 га и включать в нее не только естественные (коренные) биогеоценозы, но и производные и даже сельскохозяйственные, чтобы на примере их решать проблемы формирования ноосферы.

Особенно важны изучение и улучшение сельской и городской окружающей среды.

Положительно оценив состояние городской среды Москвы и Ленинграда (в отношении Ленинграда это же было высказано в докладе Корнера), Дювиньо сравнил ее со средой в других индустриальных районах мира, например Брюсселя, экологией которого в настоящее время он занимается. Центр этого города представляет собой «каменную пустыню», лишенную зелени, и «совсем не похож на Ленинград». Древесные посадки и лесонасаждения Брюсселя изолированными пятнами сохраняются только по его периферии. Неблагоприятно изменяется также и сельская окружающая среда, ухудшается внешний вид сельскохозяйственных районов. В заключение Дювиньо выразил уверенность в том, что «в будущем охрана природы должна ориентироваться на всеобъемлющую охрану окружающей среды (сельской, городской, областной), на сохранение природы целых регионов».

Б. П. Колесников дал определение понятия «растительный мир» как важнейшей подсистемы (компонента) биосферы, обеспечивающей воспроизводство живого вещества на Земле, оптимизацию, комфортабельность и стабильность параметров окружающей среды, непрерывность поступления в сферу общественного производства органического сырья и пищи. Любые меры по использованию природы и ее охране должны предусматривать сохранение функциональных качеств растительного мира и повышение его продуктивности.

В результате непредвиденных неконтролируемых и побочных последствий научно-технического прогресса в биосфере возникла новая биокосная суперсистема — техносфера, теснящая биологические структуры биосферы, видоизменяющая параметры последней, разрушая привычный людям растительный мир. Появление техносферы знаменует начало новой эволюционной стадии развития биосферы, названной Вернадским ноосферой. Сохранить неизменными современную биосферу и растительный мир невозможно. Поэтому необходимо обеспечить «мирное сосуществование» биологических и технических структур современной биосферы, ускоряя ход формирования зрелой ноосферы. Следует руководствоваться научно обоснованной стратегией планомерного и постоянного управления взаимоотношениями обеих суперсистем, которая обеспечивает сохранение функциональных свойств растительного мира, совершенствование структуры и повышение продуктивности. Требуется не простая пассивная охрана (защита) растительного мира — неизбежна его научно обоснованная планомерная трансформация путем последовательной экологизации технологических операций на всех направлениях использования растительных ресурсов.

Колесников отметил, что внимание к вопросам рационального использования и охраны природы было проявлено советским государством уже на заре его возникновения. Например, по инициативе В. И. Ленина были организованы государственные заповедники, изданы законы и распоряжения, регламентирующие использование природных богатств. Охрана природы в СССР признана «делом государственной важности». В основе государственной природоохранительной деятельности лежат планирование мероприятий (прогнозное, перспективное, текущее) и специальное финансирование их во все возрастающих размерах.

Предусмотренные народнохозяйственными планами грандиозные работы по преобразованию природы огромных пространств страны и ее интенсивное индустриальное развитие сопровождаются катастрофически быстрым разрушением естественного растительного покрова, сменяющегося полукультурными и культурными, а очень часто и акультурными экосистемами. Особенно чувствительна к техническим разрушениям растительность тундр, полупустынь и гор, а степная растительность фактически сохранилась только в немногих заповедниках. Поэтому охрана растительного мира СССР приобретает особую срочность и актуальность.

Сознательную трансформацию современного растительного покрова в растительный мир будущей ноосферы следует осуществлять по трем направлениям: 1) комплексное рациональное использование растительных ресурсов с обеспечением их восстановления и повышения продуктивности, 2) создание новых высокоорганизованных культурных биогеоценозов различного типа как составной части оптимизируемых ландшафтов в аграрно-индустриальных и урбанизированных районах, 3) сохранение наиболее ценных объектов современного растительного мира на заповедных и охраняемых территориях (5—10% от общей площади региона) в качестве хранителей генофонда организмов и эталонных биогеоценозов.

Все эти направления одинаково актуальны и требуют фундаментального обоснования, т. е. проведения разносторонних специальных исследований. Охарактеризовав в общих чертах ближайшие задачи ботаников по каждому направлению, Колесников выразил надежду, что меры, принимаемые советским правительством, и растущее внимание общественности к проблемам рационального использования природных ресурсов, охране окружающей среды и сохранению природы на заповедных территориях устранят нежелательные и опасные диспропорции в соотношении биосферы и техносферы, положат начало формированию нового растительного мира ноосферы.

Эти выступления видных ученых, принадлежащих к трем разным национальным научным школам ботаники, содержали краткую характеристику состояния охраны растительного мира планеты, а высказанные

ими соображения наметили лишь общие направления решений этой неотложной, трудной и многообразной проблемы. Более детально и конкретно эти вопросы обсуждались на заседаниях 18-й секции «Охрана растительного мира» (организаторы Б. П. Колесников и А. М. Семенова-Тян-Шанская, СССР). На трех симпозиумах и трех секционных заседаниях было заслушано 17 докладов, 32 сообщения и просмотрена серия демонстрационных материалов. В их обсуждении приняло участие 56 человек, а всего работа секции привлекла внимание более 1500 участников конгресса из 25 стран.

I симпозиум 18-й секции (организаторы В. Н. Тихомиров и В. М. Виноградова, СССР) был посвящен охране редких, эндемичных и ценных видов растений. Председательствовал Н. В. Полунин (N. V. Polunin, Швейцария).

В докладе **Р. Мельвилла** (R. Melville, Великобритания) «Охрана природы и рациональное использование растений» была убедительно показана угроза быстрого уничтожения растений тропических лесов, лугов, пастбищ и саванн сухих субтропиков. Тропические леса в течение последних 50—60 тыс. лет были одной из важнейших «мастерских» эволюции растительного мира и до сих пор хранят огромные генетические ресурсы, еще не изученные человеком. Их уничтожение идет чрезвычайно быстро. На Филиппинах ежегодно вырубаются (данные 1966 г.) 172 тыс. га леса, в Колумбии — около 1 млн га, в Бразилии — еще больше. На вырубках развиваются заросли лиан и кустарников или вследствие эрозии почв образуются бесплодные пустыри. В сухих субтропиках (Сахара, Сомали, другие районы Африки) из-за увеличения численности населения, поголовья скота и сильных засух происходят катастрофически быстрое разрушение растительного покрова, уничтожение ценных растений (бобовых и злаков), засорение пастбищ непоедаемыми полукустарничками и суккулентами. Подсчеты, выполненные докладчиком по данным «Красных книг растений» различных стран, показали, что около 20 тыс. видов цветковых находятся под угрозой исчезновения. В США (включая Аляску) эти виды составляют 10.4% от всей численности национальной флоры, а на Гавайских островах — даже 48.9%. Угроза невосполнимого обеднения генофонда реальна и велика.

Среди мероприятий по охране растений Мельвилл назвал следующие: усиление деятельности международных организаций в рамках ООН (ФАО, МСОП и др.), международные соглашения и декларации (типа Стокгольмской 1972 г.), составление международных, федеральных и региональных «Красных книг», создание национальных парков и заповедников, расширение работ ботанических садов по составлению коллекций исчезающих видов и семян растений и т. п.

Значение ботанических садов в охране генофонда мировой флоры было рассмотрено в докладе **Б. Н. Головкина** и **В. Н. Тихомирова** (СССР). Они отметили, что некоторые ботанические сады (около 220 из 900) уже имеют систематические коллекции исчезающих видов дикой флоры своих регионов, однако пути решения вопроса о сохранении генофонда растительного мира еще во многом неясны. Видимо, после создания коллекций должны быть составлены рекомендации на основе материалов региональных «Красных книг» по культивированию определенных редких видов в ботанических садах («сады-рефугиумы») отдельных регионов. Такое районирование культивирования живых коллекций редких видов должно оптимизировать сохранение раритетов и ограничить их стихийный сбор в природе. В настоящее же время «влекомые только манией коллекционирования» ботанические сады часто в больших количествах заготавливают в природе растения, которые они не в состоянии вырастить и сохранить. Этим наносится существенный ущерб популяциям даже широко распространенных растений. Очевидно, необходимо просить МАБС составить свод положений по сбору и сохранению в ботанических садах районируемых видов исчезающих растений; следует повысить роль и права учреждений, координирующих работу садов (национальные и реги-

ональные объединения МАБС), в сохранении генофонда растений природной флоры, в разработке стратегии создания ее коллекций.

В докладе **Я. Черовского** (J. Čerovsky, ЧССР) «Научные основы отбора и охраны редких видов растений» были рассмотрены вопросы организации действенной охраны растительного мира. Ссылаясь на мнение одного из первых организаторов охраны природы в СССР В. Н. Макарова, докладчик указал, что невозможно изучать и использовать свойства растений без одновременной охраны их местообитаний и экосистем, в состав которых они входят. Причинами вымирания и исчезновения растений, по мнению Черовского, является не только быстрое «развитие технической цивилизации», но и недостаточность знаний ботаников о биологии, экологии, динамике развития и роли отдельных видов в природных полукультурных и культурных экосистемах. Нередко они вообще не проявляют интереса к вопросам сохранения флор. Мало действенно и законодательство по их охране, опирающееся на списки видов, почему-либо избранные для особой охраны. Необходимо иметь единую систему объективного отбора и классификацию редких и исчезающих видов, разработанную квалифицированными специалистами, видимо, в рамках МСОП. Докладчик предложил принцип такой системы отбора, являющейся основой программы по охране флоры ЧССР. По этой системе каждый вид, подлежащий охране, получает всестороннюю характеристику, учитывающую его флорогенетико-географические, типологические и экологические особенности, а также его современное распространение, актуальность угрозы существованию, способность спонтанно проникать в несвойственные ему экосистемы, в том числе вторичные и культурные, возможность и ценность его хозяйственного использования.

По каждой группе показателей вид получает оценку, суммируемую в форме особого индекса (5 баллов); этот индекс используется для дифференцированной разработки мероприятий по охране и для количественного выражения природоохранительной ценности вида. Такую оценку флоры следует проводить периодически через 5—10 лет, так как индекс каждого вида может и должен меняться во времени. При решении многих природоохранительных задач очень важно, чтобы проектирующие организации имели конкретные количественные оценки таких абстрактных понятий и ценностей, как уникальный ландшафт, природная среда, редкое растение, редкое животное и т. п. Полезно также выработать «прейскурант» ценностей особо охраняемых объектов природы.

Для редких видов опасно не только прямое собирательство (гербаризация, деятельность туристов, садоводов, цветоводов и т. п.), но и косвенные влияния, связанные с нарушением их местообитаний (мелиорация, добыча полезных ископаемых, застройка и т. д.), поэтому следует признать более действенной не охрану видов, а охрану их местообитаний путем организации резерватов, заказников, памятников природы. Необходимо иметь не только «Красные книги отдельных исчезающих растений», но и национальные и региональные «Красные книги редких природных и близких к природным растительных сообществ». Важно подробное изучение экологии исчезающих видов. Многие из них, считающиеся очень консервативными, на самом деле достаточно пластичны и хорошо приспосабливаются к новым условиям существования.

Очень важно сохранение в густонаселенных и высокоразвитых странах небольших природных участков с определенной системой управления и режима. Таковы, например, полукультурные сообщества типа можжевеловых зарослей (*Juniperus communis*) — характерного элемента культурного ландшафта Чехии. Их существование обусловлено хозяйственной деятельностью, без нее они быстро сменяются лесными сообществами, в которых можжевельник почти не встречается. Иногда для сохранения редких видов необходимо прибегать к их реинтродукции на строго научной основе с надлежащей документацией. Программа по охране флоры ЧССР предусматривает выращивание и продажу населению для разведения в культуре некоторых избранных и особо охраняемых растений.

Заключительную часть доклада Черовский посвятил вопросам природоохранительной пропаганды среди населения.

О принципах и методах организации рационального использования и охраны дикорастущих полезных растений доложил **А. И. Шретер** (СССР). Он осветил этот вопрос на примере лекарственных растений; из состава их флоры в СССР используются 230 видов для получения лекарственного сырья, заготавливаемого в количестве около 30 тыс. тонн ежегодно. Всесоюзным научно-исследовательским институтом лекарственных растений составлен прогноз с целью удовлетворения потребностей СССР в лекарственном сырье до 1990 г. Основой его являются научно обоснованная оценка сырьевой базы и ресурсные карты распространения растений. Почти для всех используемых растений имеются также официальные инструкции по сбору, сушке и хранению. Они предусматривают режимы заготовок (что, где, когда и как собирать), обеспечивающие охрану популяций видов, дифференцированных по 6 группам лекарственных растений. Более 50 видов дикорастущих лекарственных растений культивируется в 26 специализированных хозяйствах. Обсуждается вопрос о создании заказников для видов, введение которых в культуру невозможно (например, *Artemisia cina*, *Adonis vernalis*). Охрана отдельных видов проводится путем районированных заготовок, планирования их размеров, совершенствования методов и технологии. Для координации всех этих усилий с 1965 г. при Министерстве медицинской промышленности СССР действует Межведомственный совет, регулирующий изучение, использование и оценку ресурсов дикорастущих лекарственных растений СССР.

На секционном заседании под председательством С. Биалобока (S. Bialobok, Польша) и В. И. Парфенова (СССР) об охране отдельных видов растений сделали доклады советские ученые: **Я. Х. Эйларт** «Категории ценных исчезающих видов и мероприятия по их охране»; **А. И. Ирошников** «Охрана генофонда лесных древесных растений»; **В. И. Комендар** «О состоянии охраны редких растений в Украинских Карпатах»; **В. И. Парфенов** «Изменение естественной флоры под влиянием осушения земель на примере БССР»; **Р. В. Камелин, Б. А. Юрцев** и **В. Н. Тихомиров** «Редкие и исчезающие растения СССР». Зарубежные коллеги рассказали о проблемах охраны видов растений в разных регионах. Так, югославские ученые представили следующие доклады: **В. Гази-Башкова** (V. Gazi-Baskova) «Об охране растительности и флоры архипелага Корнаты»; **Н. Плавчич-Гойкович** (N. Plavsic-Gojkovic); «О редких охраняемых растениях Хорватии»; **Р. Прассад** (R. Prassad, Канада) рассказал об охране ильма американского в урбанизированных ландшафтах Канады; **Хр. Кочев, Д. Йорданов** (H. Kotchev, D. Iordanow, Болгария) в докладе «О водной и болотной растительности придунайских водоемов Болгарии» говорили об их охране.

При обсуждении докладов симпозиума и секционного заседания выступили 12 человек: английские ученые **Г. Лукас** (G. Lukas), **Ф. Перринг** (F. Perring), **Д. Дж. Бэттон** (D. J. Batten), **Р. Мельвилл** (R. Melville), **Б. Стоун** (B. Stown) и советские исследователи **А. Звирдз, С. М. Стойко** и др.

Три заседания II симпозиума (2 симпозиальных и 1 секционное) были посвящены охране растительности экосистем северного полушария. На первом симпозиальном заседании (организаторы Н. П. Акульшина и В. С. Порфирьев, СССР) председательствовала А. Медвецка-Корнась (A. Medwecka-Kornaś, Польша). В 4 докладах было освещено состояние заповедного дела на Северо-Американском субконтиненте, в Западной Европе и СССР.

А. Мак Лин (A. Mc Lean, Канада) сделал доклад «Принципы и методы защиты растительности в заповедниках». Охрана растительности в Канаде осуществляется в национальных парках и экологических резерватах. Основные функции национальных парков — рекреация и просвещение, научные исследования в них строго ограничены. На их территориях выделены 5 категорий площадей разного назначения: 1) строго охраняемые

абсолютно заповедные участки; 2) участки коренных, первозданных ландшафтов; 3) буферные зоны, окружающие площади двух первых категорий; 4) рекреационные зоны; 5) участки, особенно посещаемые, со всеми атрибутами сферы обслуживания. Научные исследования проводятся в резерватах, размещение которых по стране рассматривается как особая экологическая проблема. Однако создание их научно обоснованной сети затруднено отсутствием в некоторых провинциях Канады законодательства по охране природы и нахождением отдельных объектов, нуждающихся в охране, на землях, находящихся в частном владении. Нередко возникает необходимость приобретения таких участков в государственную собственность через Национальный фонд по охране природы. Резерваты находятся в ведении специального Управления, планирующего все научные проблемы охраны и изучения климаксовых и поддержания сериальных сообществ, изучения генофонда и т. п. Охрана объектов растительного и животного мира возможна только при условии сохранения их местообитаний, в связи с чем необходим строгий контроль за изменением всех факторов среды и ходом естественных сукцессий. Признана абсолютно недопустимой интродукция на охраняемые территории экзотических видов.

Дж. Р. Штоттлемайр (J. R. Stottlemyer, США) доложил об организации охраны растительности в национальных парках США. Главное внимание он уделил режимам, которые должны учитывать экологические требования охраняемых растений. Так, для обеспечения возобновления и существования реликтовых лесов из мамонтового дерева *Sequoiadendron giganteum*, сахарной сосны *Pinus lambertiana*, пихты *Abies concolor* даже в таких национальных парках, как Йеллоустонский и Королевский каньон Секвойи (Sequoia-Kings Canyon) в Центральной Сьерра-Неваде, необходимо на заповедных территориях периодически применять выжигание участков, чтобы уничтожить огромную массу лесной подстилки. Во многих национальных парках острой проблемой является необходимость ограничения численности травоядных животных, чрезмерно стравливающих растительный покров. Специфичные, иногда очень дорогостоящие мероприятия требуются для поддержания существования охраняемой растительности в парках и резерватах, включающих весьма динамичные экосистемы морских побережий и островов, например во Флориде и на Гавайях. Докладчик подчеркнул, что стабильность растительных объектов, охраняемых на заповедных территориях, возможна только при проведении специальных хозяйственных мероприятий и соблюдении научно обоснованного режима охраны.

Аналогичные соображения на примере лесных заповедных территорий Западной Европы развил в своем докладе **Г. Дитрих** (H. Dieterich, ФРГ). Он отметил, что в Европе, когда-то почти сплошь покрытой лесами, коренные леса сохранились лишь в наиболее высоких горах. На остальной площади они либо превращены в сельскохозяйственные угодья, либо сильно изменены. Поэтому при организации заповедников приходится ориентироваться только на площади с лесами, состояние которых близко к естественному. В Германии издавна различали две категории лесных заповедных территорий: исключенные из хозяйственного использования, более или менее коренные леса (Urwald) как объекты специальных лесоводственных и иных исследований (лаборатории в природе) и резерваты используемого леса (Bannwälder), в которых допускаются определенные хозяйственные мероприятия. Исследовательская работа ведется также и в собственно хозяйственных лесах, на специальных постоянных пробных площадках. В связи со значительным увеличением численности копытных травоядных животных такие пробные площади даже в заповедниках требуется огораживать. В лесных массивах, расположенных вблизи промышленных городов и среди культурных ландшафтов, наблюдаются неблагоприятные последствия от воздействия вредных химических веществ, отходов промышленности, изменения местного климата и т. п. Многие из таких вредных влияний могут быть устранены путем примене-

ния системы хозяйственных мероприятий, в ряде случаев требующих предварительных исследований.

С организацией заповедного дела в СССР ознакомил присутствующих **В. В. Криницкий** (СССР). Отметив, что техногенез всюду становится мощным фактором эволюционного процесса, он охарактеризовал ряд актуальных проблем заповедного дела. В первую очередь необходимо создание глобальной сети заповедных территорий как системы эталонов зональных и провинциальных типов ландшафтов Земли, хранилищ генофонда всех существующих видов организмов. Особое внимание Криницкий уделил разработке перспективного плана развития сети государственных заповедников СССР (в середине 1975 г. их было 104, к 1980 г. предполагается иметь 140—150). В систему заповедных территорий СССР, охраняемых государством, кроме собственно заповедников, входят заказники (их более 1000) и памятники природы (более 3000).

В оживленной дискуссии было высказано много интересных предложений. **Дж. Корнер** (Великобритания) указал на необходимость охраны старых деревьев-великанов, являющихся местообитаниями многих видов птиц, грибов и насекомых. **Г. В. Крылов** (СССР) отметил необходимость ресурсоведческого подхода к организации охраны и использования полезных (лекарственных) растений на территориях заповедников Сибири. **Ф. Р. Фосберг** (F. R. Fosberg, США) остановился на вопросе о минимальных размерах экологических резерватов. **А. Мак Лин** пояснил, что критерии размера резервата определяются самим охраняемым объектом. Многие выступавшие обращали внимание на необходимость разработки рациональной и унифицированной классификации и наименований различных категорий заповедных территорий (**Н. П. Акульшина, К. Ю. Голгофская, А. М. Краснитский, С. М. Стойко**, СССР), **Г. Вахтмейстер** (H. Wachtmeister, Швеция).

Н. И. Непомилуева (СССР) рассказала об охране на Севере европейской части СССР сибирского кедра *Pinus sibirica*; **А. А. Колаковский** (СССР) на примере Кавказа показал необходимость особого внимания к охране растительности регионов, во флоре которых сохранились представители древних флор (третичной и более ранних).

На втором заседании II симпозиума (организаторы А. М. Семенова-Тян-Шанская и С. А. Дыренков) продолжалось обсуждение вопросов заповедного дела и оценки путей восстановления охраняемых растительных сообществ. Председательствовал Диетрих (ФРГ); было заслушано 5 докладов. В докладах **Медвецкой-Корнась** (Польша) «Некоторые экологические проблемы охраны растительного мира» и **Л. В. Йешке** (L. W. Jeschke, ГДР) «Необходимость защиты экосистем, близких к естественным» было показано, что в урбанизированных странах Европы растительный покров почти целиком представлен производными группировками, лишь отдаленно напоминающими естественные. Такие полуестественные (seminatural) сообщества находятся на определенных стадиях сукцессионного развития и сохраняются благодаря систематическим хозяйственным мероприятиям. Значительное место среди них принадлежит травянистым сообществам, т. е. лугам и пастбищам. Из-за возрастающего влияния хозяйственной деятельности, а также невосполняемого отчуждения (например на лугах) надземной фитомассы они требуют большой заботы и нуждаются в охране и поддержании не только при хозяйственной организации территорий, но и в заповедниках. Там они должны сохраняться наряду с коренными путем установления особых режимов охраны, соответствующих тем способам хозяйственного использования, под влиянием которых они возникли и существовали в течение веков как характерные компоненты ландшафтов. Для этого, по мнению Медвецкой-Корнась, необходимо выяснить и изучить: а) различия между естественными и полуестественными экосистемами; б) особенности их сукцессионных процессов; в) основные факторы, поддерживающие существование полуестественных экосистем. Йешке утверждал, что режимы охраны и управления полуестественными экосистемами должны включать

нормированный выпас диких и домашних травоядных животных (например примитивных рас крупного рогатого скота) и создание благоприятных условий для начальных стадий вторичных сукцессий.

Как показал **О. Гьяреволл** (O. Gjærevoll, Норвегия) в докладе «Об охране экосистем в Норвегии», коренные леса и высокогорные арктические тундры здесь сохранились гораздо лучше, чем в Средней Европе, и проблема их охраны еще не привлекла особого внимания. Однако в тундровых сообществах, включая Шпицберген, охрана растительного покрова от чрезмерного выпаса копытных животных (северный олень) приобретает актуальность даже в заповедниках, национальных парках и резерватах.

В Монгольской Народной Республике естественный растительный покров пока не претерпел больших антропогенных изменений. Об этом говорили **Н. Улзийхутаг** и **Д. Банзрагч** (МНР) в докладе «Охрана растительного мира в МНР». Однако данная проблема и здесь приобретает все большее значение, поэтому изучение растительных богатств республики следует проводить с учетом их рационального использования и охраны. Организация заповедников в Монголии рассматривается как одна из серьезных государственных задач, особенно в зоне центральноазиатских пустынь. При инвентаризации ботанических объектов, подлежащих охране, учитываются: 1) растения, находящиеся под угрозой исчезновения; 2) растения-эндемики, субэндемики и реликты; 3) редкие и редчайшие растительные сообщества; 4) растения и растительные сообщества, находящиеся на пределе своего географического распространения; 5) растения, имеющие особо важную промышленную, экономическую и эталонную ценность.

Для многих регионов Земли большое значение приобретает вопрос о воссоздании зональных коренных типов растительности, разрушенных и утраченных под влиянием длительных и устойчивых антропогенных воздействий. Поэтому понятен интерес, проявленный участниками симпозиума, к докладу **В. В. Скрипчинского, Д. С. Дзыбова, В. Г. Танфильева, Ю. А. Дударя, Вл. В. Скрипчинского** (СССР) «Пути восстановления растительных сообществ». В докладе сообщалось о результатах работ Ставропольского ботанического сада по искусственному воссозданию исчезнувших лугово-степных экосистем на пахотных землях Ставропольской возвышенности и в предгорьях Северного Кавказа. Для этого небольшие дерновины растений-доминантов и кондоминантов воссоздаваемых сообществ были перенесены из естественных сообществ на окультуренные площади заброшенных пашен. В результате на этих участках почти полностью восстановился степной покров.

При обсуждении докладов **Н. А. Борисова** на примере лекарственных растений и **К. И. Эрингис** (СССР) на примере некоторых луговых сообществ урбанизированных лесных районов ЛитССР подтвердили необходимость изучения сукцессионных смен полуестественных (производных) экосистем; **А. Г. Долуханов** и **В. С. Порфирьев** (СССР) высказали ряд ценных пожеланий по организации заповедников в СССР, сообщили о важности соблюдения абсолютно заповедного режима для лесных экосистем на охраняемых территориях. **С. М. Стойко** (СССР) обратил внимание на значение заповедников для экологических исследований их при организации службы мониторинга.

В заключительном выступлении председатель Х. Диетрих отметил ценность предложений о сохранении в заповедниках полуестественных экосистем и указал на то, что рекомендации В. В. Скрипчинского и его сотрудников, вероятно, могут быть важны для воссоздания разрушенных зональных травянистых экосистем в СССР, но он выразил сомнение в возможности их использования в странах Западной Европы.

На секционном заседании II симпозиума (председатель Л. Р. Лаасимер, СССР) продолжалось обсуждение организации заповедного дела; заслушано 12 кратких сообщений по охране растительных сообществ отдельных регионов. **Л. Р. Лаасимер** рассмотрела эти вопросы применительно

к территории Эстонской ССР, **И. Д. Юркевич** и **Д. С. Голод** — к Белорусской ССР; **Л. П. Николаева** и **А. И. Ткаченко** рассказали о защите растительности в районе озера Байкал и подробно осветили вопросы ее охраны в Баргузинском заповеднике; **Л. В. Табака** и **А. Ж. Меллума** остановились на охране растительного мира в только что созданном национальном парке Гауя Латвийской ССР. **П. Вардл** (P. Wardle, Новая Зеландия) рассказал об изменениях естественной растительности в Ново-Зеландских национальных парках, а **К. Церлентис** (C. Zerlentis, Греция) — об охране растительности и облесении аридных местообитаний южной группы Эгейских островов. Охране растительности в засушливых местообитаниях и особенностям их естественного облесения в резерватах Южной Германии уделил внимание **Р. М. Шуберт** (R. M. Schubert, ГДР). Он отметил большие методические трудности в изучении этих процессов. **В. Н. Павлов** (СССР) рассказал о специфике и особом научном значении охраны флоры и растительности горных областей на примере гор Средней Азии.

Остальные сообщения касались устойчивости некоторых естественных растительных сообществ к антропогенным воздействиям. Применительно к песчаным дюнам побережья Балтийского моря этот вопрос осветила **Х. Пиотровская** (H. Piotrowska, Польша); **Л. Кубикова** (L. Kubiková, ЧССР) остановилась на охране своеобразных экосистем с реликтовыми и эндемичными видами растений на скальных обнажениях долины реки Влтавы в черте города Праги. Сообщение **Дж. М. Уэйя** (J. M. Way, Великобритания) было посвящено значению придорожных лесных полос для сохранения реликтовых растений в Англии. **Х. Сузуки** (H. Suzuki, Япония) сообщил об устойчивости к внедрению сорных растений некоторых болотных сообществ, несмотря на их близость к шоссейным дорогам и кемпингам.

При обсуждении докладов было высказано много интересных предположений: **Л. Н. Ильина** (СССР) указала на необходимость экономической, статистической и юридической оценок охраняемых растительных объектов, которые следует рассматривать как экологические ценности нации. **Ф. Клетцли** (F. Klötzli, Швейцария), отметив ценность доклада В. В. Скрипчинского, рассказал о подобных работах, проводимых в Западной Европе. Он особенно подчеркнул вредное влияние на полуестественные сообщества внесения больших количеств удобрений на соседних сельскохозяйственных землях; больше всего страдают от этого болотные экосистемы. Не менее разрушительное воздействие на растительность оказывают туризм, пастьба скота и различные технические средства. Это вызывает необходимость принятия строгих мер по регулированию и регламентации их воздействий на экосистемы. **Е. Ходач** (E. Hodač, ЧССР) и **Р. М. Шуберт** (ГДР), основываясь на докладе К. Церлентиса, высказали пожелание о включении всех ксерофитных типов растительности Европы в число первоочередных охраняемых объектов. **С. А. Дыренков** (СССР) поддержал мнение о необходимости инвентаризации и составления национальных каталогов экосистем, нуждающихся в охране. Он высказал соображения о сохранении для полуестественных экосистем в заповедниках того режима использования, при котором они сформировались, и указал на то, что вокруг охраняемых объектов следует создавать буферные защитные зоны (полосы).

В заключение состоялся просмотр демонстрационных докладов советских ботаников, объединенных темой «Географические особенности охраны растительности в различных регионах СССР». **А. В. Белов** рассказал об охране растительности и долгосрочном прогнозе освоения растительных ресурсов Средней Сибири — региона с обширными пространствами, впервые подвергающимися интенсивному хозяйственному освоению. Иную ситуацию на примере европейского Северо-Востока осветили **Б. П. Колесников** и **С. А. Дыренков** для районов с завершающимся первичным освоением таежных территорий. На основании данных, полученных в двух заказниках («Вепский лес» в Ленинградской области и «Сабарский лес» на Среднем Урале), они показали значение небольших по пло-

щади заповедных урочищ для сохранения коренных лесных экосистем и подтвердили необходимость создания научно обоснованной сети таких эталонных участков для всей таежной зоны СССР.

К. Ю. Голгофская и **А. С. Солодько** обобщили опыт одного из крупнейших государственных заповедников СССР — Кавказского — по организации охраны и изучения растительного покрова горной страны. **А. М. Краснитский** на примере Центрально-Черноземного заповедника охарактеризовал сложные условия и своеобразие работы заповедников в густонаселенных центральных областях Российской федерации. Географические и исторические особенности организации заповедного дела для охраны растительного мира были продемонстрированы также в трех кратких сообщениях: **А. А. Лекавичюса** и **Р. Л. Янкявичене** «Охрана растительности Литовской ССР», **В. А. Розенберга** и **Н. Г. Васильева** «Организация охраны растительных сообществ советского Дальнего Востока» и **Р. С. Верник** «Ореховые леса Западного Тянь-Шаня и эколого-биологические основы их восстановления».

Все сообщения вызвали живейший интерес и собрали в демонстрационном зале Конгресса большую аудиторию. В свободной дискуссии у стендов зарубежные участники Конгресса выразили восхищение разнообразием объектов, условиями работы советских исследователей и размахом их деятельности.

В целом разносторонний обмен мнениями в ходе оживленных дискуссий на I и II симпозиумах и их секционных заседаниях позволяют следующим образом резюмировать выводы о целях и задачах охраны растительности мира.

1. Уникальная ценность генетического фонда (gene pool) жизни ставит задачу сохранения от преждевременного уничтожения всех существующих видов растений. Охрана их обеспечивается сохранением основных популяций и условий их спонтанного развития в составе естественных экосистем; последние представлены в настоящее время во всех странах не только сохранившимися коренными экосистемами, но и длительно производными, исторически сложившимися под влиянием определенных форм хозяйства. Необходима организация во всех регионах Земли системы действенной охраны не только коренных (natural), но и полуестественных (seminatural) экосистем, особенно там, где растительный мир испытывает наиболее сильные и разрушительные антропогенные и техногенные воздействия.

2. С гибелью спонтанно развивающихся объектов растительного мира исчезает информация о всех уровнях организации биологических систем на Земле (от биоценоза до биомов и биосферы). Невозвратимая потеря такой информации относится к самым тяжелым утратам человечества, ограничивающим для него возможность налаживать и поддерживать организацию своего собственного взаимодействия с окружающей средой.

Создание в каждой стране научно обоснованной зонально-географической сети охраняемых экосистем на заповедных территориях разных категорий и размеров является поэтому неотложной и практической задачей.

3. Для этого необходимы следующие мероприятия: разработка классификации и унифицированной номенклатуры таксонов заповедных территорий по их роли в системе охраны органического мира; составление региональных, национальных и межнациональных каталогов экосистем и видов растений, нуждающихся в охране; организация комплексных экологических исследований на заповедных территориях с использованием некоторых из них для мониторинга и стационарных исследований, проводимых по согласованной программе в рамках международного сотрудничества.

III симпозиум и соответствующее ему секционное заседание были посвящены теме «Сохранение растительного мира как компонента урбанизированного ландшафта» (организаторы К. И. Эрингис и Я. Х. Эйларт, СССР). На заседаниях присутствовало около 140 человек.

Председательствовал на симпозиуме профессор М. Ружичка (M. Ružička, ЧССР). Он подчеркнул во вступительном слове огромную роль растительности как обязательного компонента урбанизированного ландшафта, без которого немыслимо нормальное существование человека.

М. Е. Синглей, Б. Чавушиан, Дж. Нисвэнд (M. E. Singley, B. Chavooshian, G. Nieswand, США) сделали доклад «Земли, используемые с сохранением растительности в урбанизированных районах». В нем освещались главным образом правовые основы, обеспечивающие сохранение растительности на землях, принадлежащих частным лицам. В качестве примеров рассматривались городские зоны в северо-восточных штатах США.

Доклад «Некоторые виды воздействия рекреации на жизнь растений в нарушенных участках и контроль над этими участками» сделал **Х. Ван Леувен** (Ch. van Leeuwen, Нидерланды). Он ярко охарактеризовал условия охраны растительности в самой населенной (400 человек на 1 км^2), самой «удобренной» и высокопродуктивной (по уровню развития в сельскохозяйственном отношении) стране Европы, где всего лишь 10—12% территории покрыто «малорегулируемой» растительностью. Растительность страны давно утратила бы черты естественной, однако она защищена от разрушительного воздействия со стороны растущего населения и урбанизации мероприятиями правительства (проводимыми с 1900 г.), муниципалитетов и частных лиц. Были рассмотрены все возможности рационального использования территории страны и показана спасительная роль для сохранения флоры и фауны специально создаваемых в последнее десятилетие «аттрактивных центров» рекреации. Ван Леувен рассказал о своих исследованиях влияния вытаптывания на физико-химические свойства верхнего горизонта почвы. Особое внимание он уделил локальной концентрации элементов питания растений на вытаптываемых участках, названной «косвенным удобрением».

Доклад **М. Ружичка** (ЧССР) «Растительный покров как экологический индикатор вторичной структуры урбанизированного ландшафта» сопровождался демонстрацией различных типов карт, наглядно показывающих большие возможности фитоиндикации. Он подчеркнул преимущества использования методов картографии для биологического (экологического) планирования улучшения ландшафтов. В ЧССР все районные планировки имеют надежную экологическую основу, которая дифференцируется и осуществляется с учетом различной степени урбанизации ландшафтов.

Той же проблеме был посвящен доклад **К. И. Эрингиса, Р. Ю. Пакальниса, А. Р. Будрюнаса и Т. Т. Бумблаускиса** (СССР) «Принципы сохранения естественных экосистем при оптимизации компонентов ландшафта в сфере влияния инженерных и индустриальных проектов, изменяющих ландшафт». На примере Литовской ССР они показали возможности оптимизации городской среды. В Вильнюсе (430 тыс. жителей) имеются 4 ландшафтных и историко-ландшафтных заказника (общей площадью 6100 га), крупный лесопарк, расположенный в геометрическом центре города (162 га), несколько лесных массивов, составляющих зеленую зону (69 тыс. га). В общем архитектурном плане Вильнюса своеобразно чередуются «волны» застройки с «волнами» растительного покрова.

При оптимизации ландшафтов природных зон особенно актуальны вопросы организации водного хозяйства. От него зависят общее состояние растительности, а также стабильность режима водоемов и грунтовых вод, сохранение равновесия берегов водоемов, пляжей и т. п.

Экологическая оптимизация ландшафтов должна осуществляться наряду с эстетической. Всесторонне оптимизированный ландшафт для проживающих в урбанизированной среде является великим даром. Его растительность обеспечивает необходимое общение человека с антропогенной и естественной природой.

В дискуссии на симпозиуме выступили 13 человек: **Я. Черовский** (ЧССР), **Ю. Дударь, С. Стойко, Н. Тамм, А. Мауринь, В. Порфирьев, М. Курдюк, Я. Мулкиджанян** (СССР), **Г. Лондо** (G. Londo, Нидерланды) **и** др.

На секционном заседании, проходившем под председательством Й. Поляншютца (J. Pöllanschütz, Австрия) и Е. Н. Кондратюка (СССР), было продолжено обсуждение темы симпозиума; заслушано 9 докладов.

С интересом был выслушан доклад **Й. Поляншютца** (Австрия) и **Винша** (B. Vinš, ЧССР) «Распознавание и изучение лесов, поврежденных дымогазовыми выбросами, на основе анализа годичных колец». Дополнением к предложенному ими дендрохронологическому методу оценки повреждений следует считать другой способ фитоиндикации, освещенный в докладе **А. А. Часовенной и Р. Г. Принцепы** (СССР) «Зональное распределение растений, реагирующих на загрязнение воздуха выбросами промышленности и транспорта».

Пример подобного рода исследований в условиях севера был приведен в докладе **С. Хуттунен** (S. Huttunen, Финляндия) «Влияние загрязнения воздуха на древесную растительность в г. Оулу».

Практическое природоохранительное направление было представлено в докладах о рекультивации техногенных ландшафтов **Б. Т. Уолквиста, Р. Л. Дресслера, В. Е. Сувардса** (B. T. Wahlquist, R. L. Dressler, W. E. Sowards, США) «Восстановление естественной растительности на терриконах в аридном климате» и **Л. В. Моториной** (СССР) «Естественное зарастание открытых разработок и его роль при рекультивации земель». В этих докладах был показан опыт применения некоторых новых методов исследований.

Научные основы сохранения растительности в рекреационных зонах крупных городов были изложены на примере Подмосковья в докладах **Н. С. Казанской** (СССР) «Научные основы охраны растительности в рекреационных зонах» и **Е. Гундермана** (E. Gundermann, ФРГ) «Влияние рекреации городского населения на стабильность растительных сообществ»; они перекликались с упомянутым докладом Х. Ван Леувена. Правда, Е. Гундерман рассмотрел рекреационные воздействия в более широком плане, включая «вытаптывание», т. е. воздействие прогулок, походов, устройства палаточных лагерей и других стоянок, «эвтрофизацию», т. е. влияние загрязнения мусором, экскрементами, воздействие огня (все виды пожаров) и влияние переноса отдельных видов растений.

Автор предложил своеобразную комплексную экспертную оценку растительных сообществ, которым грозят вытаптывание и загрязнение; группа экспертов (заводских социологов, ландшафтных архитекторов и специалистов по организации отдыха населения) дает оценку сообществам по 10-балльной шкале, причем нуль присваивается наиболее чувствительному растительному сообществу.

К проблеме, также поставленной на симпозиуме (**М. Е. Синглей** с сотрудниками, **К. И. Эрингис** с сотрудниками), относился доклад **С. Эйларт и Я. Эйларт** (СССР) «Сохранение ландшафта как средства обеспечения экологического баланса в урбанизированных районах».

И, наконец, в имеющем сугубо практическое значение докладе **М. И Шилова** (СССР) были рассмотрены организационные мероприятия по охране растительности, например составление природоохранительных карт для отдельных землепользователей и для административных районов (областей) в целом.

В дискуссии выступили **Я. Циганкова** (J. Cigankova, ЧССР), **В. С. Николаевский, Г. М. Пиколова, М. Л. Роева** (СССР) и др.

В результате работы III симпозиума было убедительно показано, что растительность должна быть неотъемлемым компонентом урбанизированных ландшафтов, обязательным фактором их экологической и эстетической оптимизации, обеспечивающим нормальные санитарно-гигиенические и культурные условия жизни городского населения. Состояние растений в подобных ландшафтах можно рассматривать как индикатор степени совершенства их структуры и качества создаваемых условий жизни. Мероприятия по планированию этих ландшафтов целесообразно разрабатывать, применяя различные специализированные картографические материалы ботанического и экологического содержания. Необхо-

димо также расширять и углублять фундаментальные и прикладные исследования по всему комплексу вопросов, связанных с использованием растительного мира на урбанизированных территориях. Особенно важно изучать влияние рекреационной деятельности населения на растительность пригородных зон; разрабатывать способы биологической рекультивации земель, нарушаемых промышленной деятельностью и при строительстве, обеспечивать создание в таких условиях достаточно продуктивных экосистем.

В обобщенном виде итоги работы всех симпозиумов и секционных заседаний были изложены в резолюциях, которые были учтены в общей резолюции Конгресса, принятой на заключительном его заседании. Перед заключительным заседанием под председательством К. М. Сытника (СССР) был проведен специальный межсекционный (IV симпозиум 18-й Секции) симпозиум (организаторы Б. П. Колесников, Л. Е. Родин, СССР), привлекший большое (свыше 300 человек) число участников. На нем были заслушаны обзорный доклад 18-й секции (докладчик **Б. П. Колесников**) и содоклады организаторов подразделений Конгресса, обсуждавших отдельные аспекты проблемы охраны растительного мира: МАБС (**П. И. Лапин**, СССР), секции «Экологическая ботаника» (**Л. Е. Родин**, СССР), секции «Культурные растения и природные растительные ресурсы» (**К. З. Будин**, СССР).

Кроме того, на заседании было сделано несколько имеющих общее значение докладов по охране растительности.

Межнациональный доклад **Х. Щёрса** (H. Sjors, Швеция) и **М. С. Боч** (СССР) носил название «Проект Telma — настоящее и будущее». В нем была кратко изложена история создания этого международного проекта по охране болот. На первом совещании, созванном по инициативе Международного союза охраны природы и ЮНЕСКО в Англии в 1967 г., были сформулированы правила описания и предварительной классификации болот, нуждающихся в охране. В настоящее время в ряде стран (СССР, Финляндия, Швеция, Норвегия, Англия, Польша и др.) ведутся работы по выявлению таких болот и публикуются списки. Одна из ближайших задач «Телма» — публикация списков болот мира, которые должны выявить объекты охраны, имеющие мировое или национальное значение. На основе международных рекомендаций будет легче получить согласие правительств разных стран на охрану тех или иных объектов. Другой важной задачей «Телма» является научное обоснование охраны болот в разных природных регионах. В СССР исследования в этом направлении проводятся совместно ботаниками и гидрологами. Третья задача — усиление международного руководства делом охраны болот и изучение их роли в поддержании гидрологического баланса, обеспечивающего условия существования растений, животных и человека.

Очень важным был доклад **А. Вестинга** (A. Westing, США) о влиянии современных методов ведения войн на растительный мир. На основании наблюдений за влиянием военных действий на природу, и особенно на растительность Вьетнама, докладчик наглядно показал варианты разрушений, вызываемые различными способами ведения войны. Особенно страшны для растительности мира, и прежде всего лесов, обработка больших площадей арборицидами и гербицидами, а также массированная бомбардировка лесных районов, сопровождающаяся гигантскими пожарами и изменением климата. Во Вьетнаме, кроме того, производилось разрушение лесных массивов при помощи наземных технических средств, например бульдозерами. Показав на ряде примеров ужасы разрушений экологических условий существования человека методами современной войны, докладчик подчеркнул огромное значение для всего мира проблемы разоружения как основы сохранения глобальной экосистемы.

В дискуссии выступили **Г. Лукас** (Великобритания), **Д. Апаля, З. М. Силина, А. М. Семенова-Тян-Шанская, П. И. Лапин, В. Н. Тихомиров** (СССР), **Лэ-Нгуен-Хису** (Вьетнам). Выступая по докладу Вестинга, председатель симпозиума **К. М. Сытник** высказался в поддержку соли-

дарности всех ботаников мира, их гражданственной позиции в борьбе против угрозы войны и отметил, что наша страна занимает активную миролюбивую позицию, исходящую из ленинской политики мира, которую КПСС последовательно проводит в жизнь. Лэ-Нгуен-Хису в связи с окончанием войны в его стране призвал всех ботаников мира помочь Вьетнаму в развитии ботанических исследований и ботанических знаний.

Участники работы IV (межсекционного) симпозиума констатировали, что сохранение целостности, устойчивости и продуктивности растительного мира является очень важной экологической и социально-экономической проблемой. Она затрагивает интересы всех стран мира. Профессиональный долг ботаников уделить ей большое внимание, способствуя принятию соответствующих решений политическими институтами своих стран.

Заканчивая обзор работы XII Международного ботанического конгресса по проблеме охраны растительного мира, следует отметить ее значение не только для развития всех направлений ботаники, но и для охраны биосферы в целом, т. е. сохранения среды обитания человека. Помимо чисто научных задач, способствующих своим решением охране растительного покрова планеты, ботаники всего мира должны принимать активное участие в пропаганде идей охраны природы в целом.

Учитывая все возрастующую важность проблемы охраны растительного мира, было решено включить эту проблему в повестку дня будущих международных и национальных форумов. В СССР эта проблема займет видное место, например, на предстоящем в 1978 г. VI делегатском съезде ВБО в Кишиневе.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР,
Свердловск,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
и
Научно-исследовательский институт
лесного хозяйства,
Ленинград.

Получено 6 V 1977.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 580.006 (470.23) 93/99

Е. М. Цветаева

ПЕТРОГРАДСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД В 1918—1921 ГОДАХ[1]

E. M. TSVETAEVA. THE PETROGRAD BOTANICAL GARDEN IN 1918—1921

Еще до Великой Октябрьской социалистической революции Ботанический сад в Петрограде по богатству собраний живых растений и гербарных коллекций занимал второе место в Европе, уступая первенство только Ботаническому саду Кью в Англии.

В годы первой мировой войны сад пришел в упадок. Денег, отпускавшихся Департаментом земледелия на содержание сада, на зарплату его работникам, на ремонт помещений, на дрова, на проведение научных исследований, было недостаточно. Особенно трудным стало существование Ботанического сада к концу войны и в начале 1918 г. Но все же в этот период научная работа в Саду полностью не прекращалась, несмотря на отсутствие необходимых условий для нее: нехватало аппаратуры, в частности микроскопов и луп, лабораторной посуды, химических реактивов; не было даже специального аппарата для получения дистиллированной воды.

Непрерывная подача электроэнергии не была обеспечена, некоторые лаборатории не отапливались совсем или обогревались плохо. Многие научные работники переносили необходимое оборудование и материалы к себе на квартиры и продолжали там свои эксперименты.

В 1914 г. в Ботаническом саду было 28 оранжерей. К концу войны, как справедливо отмечал С. Я. Соколов, «вследствие хозяйственной разрухи часть оранжерей Ботанического сада пришла в плачевное состояние. К весне 1917 года погибло более половины ароидных и бромелиевых растений, некоторые крупные и редкие тропические папоротники. На зиму 1917 года, а затем и на последующие годы были закрыты оранжереи №№ 7—14, 21, 23, 24, большая пальмовая и викторная».[2]

В первой половине марта 1918 г. Советское правительство переехало из Петрограда в Москву. Одновременно туда были привезены и дела всех министерств прежнего правительства.

25 мая 1917 г. я окончила Высшие женские голицинские сельскохозяйственные курсы в Москве и получила звание ученого агронома. После окончания курсов я работала в Минске в химической лаборатории Всероссийского земского союза Западного фронта. Приехав в Москву, с 20 апреля 1918 г. я стала работать в Народном комиссариате земледелия и была назначена на должность и. о. заведующего VIII отделением Департамента земледелия. После реорганизации Наркомзема в июле 1918 г. это отделение стало называться IV отделением Опытного отдела Наркомзема, которому были подведомственны научно-исследовательские и опыт-

[1] Приношу благодарность заведующему Научным архивом Ботанического института А. М. Черникову за помощь при подготовке статьи.

[2] С. Я. Соколов. Ботанический сад и его интродукционная и культурно-просветительная работа. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.—Л., Изд. АН СССР, 1957, с. 222.

ные учреждения, занимавшиеся вопросами садоводства и огородничества, а также научные экспедиции и ботанические сады.

С момента моего поступления в Опытный отдел Ботанический сад в Петрограде находился в моем ведении и мне пришлось близко познакомиться с его работой, с его нуждами, с его сотрудниками.

Моя работа в Наркомземе была начата с разбора ящиков с делами бывшего VIII отделения Департамента земледелия и выяснения подведомственных ему научных учреждений. Надо было информировать их о том, что Народный комиссариат земледеления приступил к планомерной деятельности и что следует сообщить туда, как идет работа на местах, сохранились ли кадры и имущество учреждений, каковы условия жизни их сотрудников, чем занимается научный персонал.

На наши запросы стали поступать ответы с мест, а иногда приезжали представители соответствующих учреждений с докладами о проводимой научной работе, об их нуждах для нормальной научной деятельности.

В первых числах мая 1918 г. приехали с докладом в Москву в Опытный отдел Наркомзема представители Петроградского ботанического сада — директор Б. Л. Исаченко, ученый секретарь Ю. Г. Тарханов и председатель рабочкома, один из старейших садоводов В. Ф. Кляве.

Невольно вспоминаешь чувства растерянности, неуверенности, смущения, которые я испытывала в присутствии людей, значительно старше меня по возрасту, которым я должна была давать от имени Наркомзема указания. Ведь еще не было года, как я окончила высшее учебное заведение, мне шел только двадцать третий год и, конечно, я еще не имела опыта в административной работе.

Наше совещание проходило под председательством Г. И. Гоголь-Яновского, тогда еще вице-директора Департамента земледелия.

Б. Л. Исаченко сообщил, что Ботанический сад в очень трудном положении. С 1 января 1918 г. работники Сада всех категорий не получают жалованья, жить им не на что. Но деньги также нужны и для удовлетворения хозяйственных потребностей, на приобретение дров для отопления рабочих помещений, квартир служащих и оранжерей, на закупку научной аппаратуры, на ремонт зданий, на постройку жилых помещений для работников Сада.

Представители Сада, люди опытные в административно-хозяйственных делах, привезли все необходимые документы, чтобы VIII отделение и финансовый отдел Департамента утвердили смету на содержание Ботанического сада во втором полугодии 1918 г.

В объяснительной записке Наркомзема в Народный комиссариат финансов к этой смете сообщалось о значении и заслугах Ботанического сада перед наукой и отмечалось, что его полезная деятельность могла бы иметь еще большее значение, если Сад обеспечить достаточными средствами. Его научные силы, отмечалось в этой записке, «открывая все новые данные в области биологии растений, помогают скромным труженикам — земледельцам и садоводам».

На постройку двух одноэтажных «казарм», как тогда называли дома для семейных рабочих, Саду было отказано и Совнарком указал: «средства на постройку не отпускать, а вселять рабочих в свободные дома в Петрограде».

Одной из основных проблем дирекции и всех сотрудников Ботанического сада было сохранение уцелевших в оранжереях растений, главным образом теплолюбивых, тропических. Если растения открытого грунта требовали только хорошего ухода, то растениям в оранжереях нужно было еще отопление круглый год, даже летом.

В первые годы после Октябрьской революции, когда деньги все время падали в цене, учреждения составляли сметы по полугодиям, и этих запланированных кредитов не всегда хватало для выдачи зарплаты и удовлетворения других потребностей учреждения. Все дорожало, дорожали и дрова, получить их в Петрограде было очень трудно, почти невозможно без специального разрешения специальных органов. Ботаническому саду

дрова поставляло лесное ведомство. Доставка их была очень сложная, чаще всего речным транспортом, на баржах или плотами. Заготавливать и доставлять дрова в условиях гражданской войны было особенно трудно.

В связи с этим мне вспоминается такой случай. 11 октября 1919 г. в Москве состоялось заседание Бюджетного совещания при Наркомфине. Председательствовал заместитель наркома финансов С. Е. Чуцкаев. Участвовали ответственные работники Наркомфина, Государственного контроля, представители Наркомзема, начальник финансового управления А. А. Григорьев, ученый секретарь Ботанического сада Ю. Г. Тарханов, заместитель заведующего Опытным отделом Наркомзема К. А. Русанов и я. Разбиралась и утверждалась смета Ботанического сада на второе полугодие 1919 г., представленная в сумме 5 580 000 рублей. В те годы самая большая статья расходов по Саду приходилась на отопление оранжерей.

С. Е. Чуцкаев потребовал сокращения сметы, в частности значительного сокращения кредитов на отопление. Он сказал: «Идет гражданская война, в стране разруха, а мы будем тратить народные деньги на отопление оранжерей с растениями; это нельзя себе позволить».

Мне вновь пришлось выступить в защиту требуемых ассигнований. Волнуясь от того, что приходится выступать на таком ответственном совещании, от мысли, что могут погибнуть такие ценные многолетние растения, как пальмы и папоротники, если не будет денег на топливо, я стараюсь всеми силами, всем своим умением, тогда еще небольшим, доказать, что живые и мертвые коллекции растений Ботанического сада это достояние народа, их надо сохранить для нашего государства на будущее. Не видя сочувствия, я все больше волновалась, у меня начал дрожать голос, глаза наполнились слезами, прерывались слова. . . и тут я заплакала и сквозь рыдания только без конца повторяла: «Нельзя оставить Ботанический сад без дров, . . . нельзя, нельзя». Какое-то мгновение полной тишины. Только слышны мои рыдания и вдруг раздается голос Чуцкаева: «Дайте ей на Ботанический сад столько денег, сколько она просит, но пусть не ревет». И обращаясь ко мне говорит: «Вы довольны? Успокойтесь, можете быть свободны».

Представленная Опытным отделом Наркомзема смета была утверждена полностью. Потом долго в Саду, смеясь, говорили, что оранжереи отапливаются «слезами Евгении Михайловны».

Надо было получить деньги, надо было закупить дрова, а их требовалось очень много — 5800 кубических саженей. За подписью члена коллегии Наркомзема М. В. Фофановой Ботаническому саду было отправлено извещение от 14 октября 1919 г., что ему разрешено покупать дрова по рыночной цене, причем Фофанова приписала: «согласно договора, утвержденного Государственным контролем». Саду на все виды топлива было выдано охранное свидетельство, также подписанное Фофановой, в котором было сказано, что все виды топлива Ботанического сада, где бы они не находились, «не подлежат реквизиции и отчуждению».

Вспоминая М. В. Фофанову, нельзя не отметить ее внимание и помощь в сохранении всего, что осталось от прежнего строя и в дальнейшем должно было стать необходимым в новом социалистическом государстве.

Совет Петроградского Ботанического сада на своем заседании 19 октября 1918 г. постановил обратиться в Наркомзем с ходатайством о присвоении ему наименования «Главный Ботанический сад Российской Социалистической Федеративной Советской Республики». Это ходатайство было поддержано Опытным отделом Наркомзема и утверждено наркомом С. П. Середой 25 ноября 1918 г.

Несмотря на постоянное внимание Наркомзема к Ботаническому саду, положение его в 1918—1919 гг. продолжало оставаться тяжелым. Оранжереи требовали ремонта, а рабочих рук для этого не было. Здание Гербария не отапливалось, что создавало тяжелые условия для хранения его коллекций и работы в нем. Парк пришел в плохое состояние; многие растения погибли, на территории парка разрослись сорняки, кустарники.

Пруды были запущены. Часть территории парка была отдана под огороды сотрудникам Сада. Но уже к 1920 г. стала постепенно налаживаться жизнь и работа в Ботаническом саду. Расширились программы исследований во всех отделах, лабораториях. Был образован новый отдел лекарственных растений, на который возлагались тогда надежды сугубо практического характера, связанные с нехваткой в стране обычных лекарственных препаратов.

В 1921 г. с разрешения Наркомзема стала возобновляться экспедиционная деятельность Ботанического сада. Наиболее крупной стала экспедиция в Туркестан. Ее инициатором и руководителем был главный ботаник Сада Б. А. Федченко, с которым по этим вопросам мне не один раз пришлось встречаться в Опытном отделе Наркомзема. Мне навсегда при этом запомнилась деликатная настойчивость Бориса Алексеевича при обосновании и отстаивании выдвигавшихся им предложений по экспедиции.

По поручению Опытного отдела мне приходилось заботиться и о кадрах практикантов для Ботанического сада. В этих целях Саду были отпущены кредиты на содержание нескольких (до десяти) практикантов. Мыслилось, что из них, в основном молодежи, впоследствии вырастут научные работники в области ботаники. Чтобы закрепить практикантов за Садом, его директор Б. Л. Исаченко неоднократно обращался в Опытный отдел с просьбой о повышении им жалованья (деньги продолжали обесцениваться), и эти просьбы всегда удовлетворялись.

Даже в самые тяжелые годы гражданской войны и иностранной интервенции со стороны Опытного отдела Наркомзема проявлялось полное понимание запросов Сада. Это, в частности, выражалось в содействии публикации его научных трудов.

Вспоминаю большую тревогу и волнение руководителей Ботанического сада летом 1919 г.; вызваны они были предложением Наркомпроса перевести Сад в ведение этого Наркомата.

В конце июля 1919 г. в Опытный отдел Наркомзема прибыл Б. Л. Исаченко. В беседе со мной он сказал, что у Ботанического сада сложились достаточно прочные отношения с Наркомземом, они полностью удовлетворяют Сад и он просит оставить его в ведении этого Наркомата. Одновременно Борис Лаврентьевич заявил, что Ботанический сад считает своим долгом оказывать посильную помощью Наркомпросу и его учреждениям своей культурно-просветительной деятельностью. Опытный отдел полностью согласился с доводами Б. Л. Исаченко и подал Народному комиссару земледелия С. П. Середе доклад, в котором говорилось о необходимости оставить Главный ботанический сад РСФСР в ведении Наркомзема. На докладе была наложена резолюция Наркома: «Согласен».

В ноябре—декабре 1917 г. работники всех организаций и учреждений Советской России стали членами профессиональных союзов. Общее собрание членов союза учреждения избирало рабочий комитет, члены комитета избирали председателя и распределяли между собой общественные обязанности. Первым председателем рабочкома Ботанического сада был избран В. Ф. Кляве.

Тогда еще было непривычно, что представители общественных организаций принимали непосредственное участие в решении организационных вопросов, связанных с выполнением плановых заданий учреждений. Было неясно, должны ли представители рабочих и служащих Сада принимать непосредственное участие во всех его делах или только в тех, где вопрос касался условий жизни и деятельности сотрудников.

Общим собранием членов профсоюза Сада было принято решение, что члены рабочкома не должны вмешиваться в научную деятельность Сада, а руководство хозяйственной частью должно осуществляться на паритетных началах. Протокол этого собрания был послан в Наркомзем. Коллегия Наркомата в своем заседании 11 июня 1918 г. подтвердила правильность такого решения.

Весь коллектив Ботанического сада на одном из своих собраний в 1917 г. избрал на должность директора Б. Л. Исаченко, а его заместителем

В. Л. Комарова. Избрание Исаченко и Комарова было утверждено Народным комиссариатом земледелия.

В первые годы после Октябрьской революции Опытный отдел Наркомзема также считал своей обязанностью по возможности сохранить оставшиеся усадьбы, питомники и все то, что могло быть нужным для развития науки и производства. Как указывалось выше, в этом деле большую помощью оказала член коллегии Наркомзема М. В. Фофанова.

Работники Ботанического сада старались сохранить редкие растения, выращиваемые в оранжереях бывших частных владельцев. Когда это было возможно, растения перевозили в Ботанический сад или временно оставляли на прежнем месте, оберегая их от гибели. Так, например, 14 марта 1919 г. Ботаническому саду были отпущены кредиты на отопление оранжерей, а затем на перевозку весной древовидных папоротников, которые росли в оранжереях Ультрамаринового завода де Вега в Петрограде и были переданы Ботаническому саду.

В Петрограде на Выборгской стороне был расположен «Помологический сад Регеля и Кессельринга». Этот сад имел питомник, в котором выращивался разнообразный посадочный материал. Опытный отдел Наркомзема решил сохранить нетронутым этот сад, передав его в ведение Главного ботанического сада и устроив в нем питомник плодовых, ягодных, декоративных и лекарственных растений, что позволило бы создать базу «для возрождения и развития садоводства Севера России».

По постановлению коллегии Наркомзема 2 декабря 1918 г. этот Сад стал именоваться Первым отделением Главного ботанического сада РСФСР. В 1921 г. его территория была несколько расширена за счет смежного участка, на котором росли различные древесные и кустарниковые виды растений.

На оплату работников вновь возникшего Отделения и на необходимые административные и хозяйственные расходы были отпущены соответствующие кредиты.

В те годы у Ботанического сада существовало еще Второе отделение. В Можайском уезде Московской губернии, на расстоянии 19 верст от Можайска, близ деревни Мордвиново находилось имение А. П. Федченко и его жены О. А. Федченко — Ольгино. Земельные угодья имения составляли 294 десятины. В 1917 г. О. А. Федченко жила в этом имении. Она была избрана в 1912 г. почетным членом Ботанического сада и во время своих экспедиций собрала большие ботанические коллекции. Это дало возможность заложить в Ольгино акклиматизационный питомник растений, привезенных из Средней Азии. Питомник все время пополнялся новыми видами, которые в дальнейшем привозил из своих экспедиций в Среднюю Азию ее сын Б. А. Федченко.

Чтобы сберечь эти ценные коллекции, Наркомзем 13 декабря 1918 г. постановил национализировать имение со всем имуществом и передать его в ведение Главного ботанического сада РСФСР. Была создана специальная комиссия для приема этого хозяйства в составе Б. Л. Исаченко, А. Н. Данилова и В. Л. Комарова. На заседание комиссии, которое состоялось 1 марта 1919 г., пригласили Б. А. Федченко. Было решено организовать в национализированном имении Второе отделение Главного ботанического сада РСФСР. Его задачами были признаны: 1) сохранение и изучение культуры туркестанских растений, составлявших главное богатство Отделения; 2) акклиматизация растений, признанных годными для культуры в средней полосе России; 3) культура растений, интересных в ботаническом отношении и не могущих по климатическим условиям произрастать в Петроградской губернии; 4) культура лекарственных растений (горечавки, алтея и валерианы); 5) изучение местной растительности и лугов района.

Комиссия Главного ботанического сада добавила к этому, что Второе отделение должно также заняться сбором семян выращиваемых растений для рассылки их в обмен другим ботаническим учреждениям и что семена желательно собрать уже в 1919 г.

Руководителем Отделения первые месяцы была О. А. Федченко, а с 27 мая 1919 г. его заведующим стал научный сотрудник Сада И. В. Кузнецов. В дальнейшем научная работа во Втором отделении следовала направлению, которое было указано при его организации.

В 1920 г. я была командирована в Петроград, где договорилась с соответствующими городскими властями об обеспечении Главного ботанического сада необходимым топливом.

Мне эта поездка дала возможность познакомиться со всеми научными работниками Сада, среди которых были такие видные деятели науки, как В. Л. Комаров, Б. А. Федченко, Н. А. Монтеверде, В. П. Савич, А. С. Бондарцев и др. Я познакомилась с научными отделами, оранжереями, коллекциями Сада. Кроме экспериментальных и теоретических тем, каждый отдел и лаборатория имели специальные задачи, разрешения которых требовало наше сельское хозяйство (например вопросы семеноводства, болезни растений, вопросы питания и удобрения растений, культура технических и лекарственных растений, акклиматизация новых видов, изучение в интересах животноводства растительности лугов и полей). К этим работам привлекался научный персонал Сада, который исследовал также торф, сапропель, лекарственные продукты растительного происхождения и т. д. Отрадно было узнать, что научные работники Сада занимались просвещением широких масс населения путем ознакомления их с растительностью земного шара и продуктами растительного происхождения.

Не могу не привести оценку, данную В. Л. Комаровым работе Отдела живых растений Главного ботанического сада за 1921 г., которую можно отнести к деятельности всех отделов Сада в первые годы после Октябрьской революции. Комаров писал в Наркомзем: «Я должен сказать, что впервые с 1917 года персонал Отдела был настолько пополнен добросовестными и знающими работниками, что работа наладилась и, несмотря на многочисленные материальные дефекты, пошла вперед. Впервые с 1917 года можно сказать, что за год мы ничего не потеряли, а стали развиваться, оранжереи заметно оправились, в саду заведены новые культуры, в научном отделе заложены основания для дружной плодотворной работы на будущие годы».

Я хочу сказать несколько слов о Б. Л. Исаченко как о человеке. Борис Лаврентьевич сердечно, внимательно относился к людям, с которыми ему приходилось сталкиваться в работе и в жизни. Он стремился помочь тем, кто в этом нуждался. За все это его любили и глубоко уважали. Исаченко стремился так направлять деятельность Сада, чтобы все экспериментальные работы, проводимые в нем, имели не только теоретическое, но и практическое значение. Он считал нужным изучение новых растений, пригодных для использования в сельском хозяйстве, для корма скоту, в качестве продуктов питания, лекарственных средств, в промышленном производстве.

Во время моего приезда в Петроград Б. Л. Исаченко был в командировке, и по всем оранжереям, по парку водил меня его заместитель В. Л. Комаров. Он знакомил меня с работниками Сада, с их научной, просветительной и практической деятельностью. При моем отъезде Комаров преподнес мне большой букет орхидей как память о Ботаническом саде. Внимание В. Л. Комарова и необыкновенный букет из цветущих орхидей я помню до сих пор и никогда не забуду этого события в моей жизни.

Ботанический сад, преобразованный в нынешний Ботанический институт им. В. Л. Комарова, с тех далеких лет прошел большой и славный путь. Честь и слава всем его работникам, которые в трудные годы становления Советского государства, а затем в тяжелые годы Великой Отечественной войны героически трудились в нем, сохраняя и оберегая его уникальные богатства.

Москва. Получено 25 III 1977.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.9

ПАМЯТИ ВЕРЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ ШЕЛУДЯКОВОЙ (27 V 1885—22 III 1975)

V. N. ANDREEV, L. E. KOMARENKO.

IN MEMORIAM VERA ALEKSANDROVNA SHELUDYAKOVA (27 V 1885—22 III 1975)

22 марта 1975 г. в Якутске в возрасте 90 лет скончалась известная исследовательница растительного покрова Сибири, кандидат биологических наук, заслуженный деятель науки Якутской АССР Вера Александровна Шелудякова.

Вера Александровна родилась в 1885 г. в г. Луга Ленинградской области. Окончив в 1904 г. Гатчинскую женскую гимназию с золотой медалью, она два года работала учительницей сельской начальной школы. С 1907 по 1910 г. В. А. училась в Петербурге на Рождественских курсах лекарских помощниц и фельдшериц. Благодаря выездам на практику для сопровождения групп переселенцев она познакомилась с природой Кавказа, Украины, Западной Сибири, Забайкалья и Амурской области. Во время этих поездок у нее зародился интерес к изучению растительного мира. В 1912 г. В. А. поступила на Высшие Петроградские сельскохозяйственные курсы (на Каменном Острове). Здесь она много времени проводила в лаборатории физиологии растений проф. О. В. Вальтера, посещала лекции В. А. Дубянского и участвовала в его увлекательных экскурсиях. По окончании курсов в 1917 г. В. А. поступила на работу на вновь организованную Опытную Южно-Степную станцию в Северном Казахстане, где она в течение 4 лет занималась введением в культуру местных дикорастущих кормовых трав. В 1921 г. В. А. стала ассистентом проф. В. И. Баранова на кафедре экологии и географии растений Омского сельскохозяйственного института. Впоследствии эта кафедра была преобразована в кафедру луговодства, которой заведовал И. В. Ларин. Общение с этими выдающимися учеными в большой степени способствовало формированию В. А. как исследователя-геоботаника и педагога. С 1930 г. В. А. читала доцентский курс болотоведения и геоботаники на мелиоративном факультете Омского сельскохозяйственного института.

Свою исследовательскую работу в институте В. А. начала под руководством профессора В. И. Баранова в различных экспедициях по заданиям сельскохозяйственных организаций. Она участвовала в обследовании долины р. Обь, болот Барабинского округа и Западного Васюганья. С 1929 г., когда началась организация совхозов и в широких масштабах развернулось землеустройство, В. А. в качестве начальника ботанических отрядов в тесном контакте с почвоведами, руководимыми в то время профессором К. П. Горшениным, исследовала растительность Каменского и Называевского районов (Ишим-Иртышский водораздел) Омской области, Восточного и Центрального Алтая, Кузнецкого Алатау, а также томской тайги.

В этот период интенсивных исследований В. А. (одна и с соавторами) опубликовала ряд работ, которые содержат богатейший фактический материал по почти не изученным в то время районам. Это были первые шаги по созданию научной основы освоения почвенно-растительных ресурсов южной части Западной Сибири.

В 1934 г. по приглашению Управления землеустройства Наркомзема Якутской АССР В. А. переезжает в г. Якутск для работы в землеустроительных экспедициях. Начинается наиболее плодотворный период ее деятельности. В это время она уже высококвалифицированный исследователь-геоботаник с большим опытом полевых работ, в совершенстве владеющий методикой. Перед ней открылись захватывающие перспективы исследования почти не известного науке своеобразного растительного покрова Якутии. Три летних сезона проводит В. А. в продолжительных экспедициях. Она изучает оленьи пастбища бассейна реки Индигирки; много времени и сил потребовали сложные маршруты по горным тундрам и тайге Момского, Абыйского и Аллаиховского районов Якутии. Итогом этих исследований явилась статья о растительности бассейна Индигирки (1938). В. А. была первооткрывателем растительного мира этой обширной территории, находящейся в области полюса холода северного полушария. Благодаря этой работе имя В. А. становится известно в широких кругах исследователей — ботаников и географов. С 1938 по 1945 г. она работала в системе Института полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства (ныне Институт сельского хозяйства Крайнего Севера), вначале на Булунском, а затем (1943—1945 гг.) на Верхоянском опорных пунктах. В 1948 г. В. А. опубликовала работу о растительности Верхоянского района Якутской АССР. До этого данному вопросу была посвящена лишь статья М. И. Ярового (1938). В этот же период она впервые исследовала природные условия тебеневочных пастбищ и особенности содержания на них лошадей в Верхоянском районе.

С момента организации в 1947 г. Якутской научно-исследовательской базы АН СССР (ныне Якутский филиал Сибирского отделения АН СССР) В. А. перешла на работу в ботаническую группу базы, вошедшую затем в Институт биологии. Здесь В. А. проработала 18 лет до выхода на пенсию в 1965 г. В этот период она продолжала полевые исследования в районах Нижней Колымы, Нижней, Верхней и Средней Лены, Амги, Алдана и Вилюя. В. А. являлась одним из руководителей и основным исполнителем работ по изучению растительности, и в частности лугов, как кормовой базы скотоводства в Центральной Якутии. По этому вопросу ею был опубликован ряд работ (1954, 1957, 1959, 1975).

В. А. обобщила материалы по картографии растительности северной части Якутии для геоботанической карты СССР в масштабе 1 : 4 000 000 (1956). Ею составлена первая обзорная геоботаническая карта данного региона, на которой нашли отражение основные закономерности растительного покрова. В этот период В. А. был опубликован ряд обобщающих статей по важнейшим особенностям растительности Якутии (1957, 1961). Общий очерк растительности Якутии (1960) и очерк почв и растительности Западной Якутии (1970), написанные В. А., представляют интерес как попытки выявить общие закономерности распределения растительности и выделить основные регионы геоботанического районирования.

В. А. придерживалась мнения об отсутствии лесотундры на Северо-Востоке СССР, где полярная граница лесов выражена очень резко. Среди степных группировок этого региона она выделяла естественные группировки, представляющие реликтовые образования, — наследие засушливого периода в позднем плейстоцене, и антропогенные группировки, преимущественно в долинах рек, возникающие в современную эпоху под влиянием вырубок леса и неумеренного выпаса скота.

Большой вклад В. А. сделала в изучение флоры Якутии. Ее многочисленные сборы растений из различных районов Якутии вместе со сборами М. Н. Караваева легли в основу гербария Института биологии Якутского филиала СО АН СССР. В настоящее время это крупнейший гербарий Северо-Востока СССР, в котором насчитывается более 40 тыс. листов. В. А. много времени посвятила организации этого гербария. В ее честь был назван новый вид остролодочника из Якутии.

В. А. в 1962 г. принимала участие в создании ботанического сада в г. Якутске. Она занималась вопросами озеленения этого города, кон-

сультировала сотрудников Ботанического сада при подборе ассортимента видов для озеленения и разработке агротехники их выращивания. Она болезненно переживала ущерб, наносимый природе неразумным использованием ее богатств и отсутствием заботы об ее охране; неоднократно выступала по вопросам охраны ботанических объектов Якутии и рациональном пользовании ее растительных ресурсов.

Ряд лет В. А. преподавала курс ботаники в Якутском педагогическом институте. Несколько лет она была председателем государственной экзаменационной комиссии при Биолого-географическом факультете Якутского университета. Она снискала глубокую любовь и уважение молодежи, которой прививала интерес к природе, широкий географический и исторический подход к изучению растительного мира. Многие ученики В. А., особенно из коренного населения, под ее влиянием занялись научной деятельностью. Среди них следует отметить кандидатов наук А. А. Макарова, А. И. Томскую, С. З. Скрябина, Л. В. Тетерину, В. Н. Дохунаева, а также Е. Е. Торговкину и Е. Р. Труфанову.

В. А. была исключительно скромным, добрым и отзывчивым человеком, глубоко преданным своей работе, преодолевающим трудности, нередко возникавшие на ее пути. Она была неутомимым полевым работником, в высокой степени «адаптированным» к суровым условиям Крайнего Севера. В экспедиции она ездила до 78-летнего возраста. В. А. хорошо знала жизнь местного якутского населения, относилась с большим уважением к людям и имела много искренних друзей. У нее был спокойный характер; ей были свойственны оптимизм, доброжелательное отношение к помощникам и товарищам по работе.

Являясь старейшим членом Всесоюзного ботанического общества, В. А. до последних дней посещала заседания Якутского отделения ВБО, выступала с докладами и принимала активное участие в обсуждении рассматривавшихся вопросов.

В. А. Шелудякова оставила заметный след в истории изучения растительного покрова Сибири и выявлении растительных ресурсов для нужд народного хозяйства.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. А. ШЕЛУДЯКОВОЙ

1926. Атбасарские степи. Изв. Зап.-Сиб. отд. Гос. геогр. общ., V, Омск, с. 163—172.

К изучению степей Юго-Восточного Алтая. Тр. Сиб. с.-х. акад., т. V, Омск, с. 15—32. (Совместно с В. И. Барановым).

Экспедиционная поездка в Юго-Восточный Алтай для исследования Чуйской степи летом 1925 года. Изв. Зап.-Сиб. отд. Гос. геогр. общ., т. V, Омск, 258—270. (Совместно с В. И. Барановым, К. Е. Мурашкинским, К. П. Горшениным).

1927. К вопросу о значении черного пара в борьбе с сорной растительностью. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесовод., т. VIII, в. 1—5, Омск, с. 29—42.

1928. Материалы к познанию лугов и болот долины р. Оби. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесовод.. т. X, в. 1—6, Омск, с. 463—510. (Совместно с В. И. Барановым).

Уймонская степь и Котанда. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесовод., т. X, в. 1—6, Омск, с. 511—527.

1929. Кундранское и Суминское займища Барабинского округа. Тр. Сиб. инст. сельск. хоз. и лесовод., т. XII, Омск, с. 79—108. (Совместно с К. П. Горшениным, Т. М. Демченко).

1937. Под северным солнцем (из дневника геоботаника). Сов. Арктика, 7.

1938. Растительность бассейна реки Индигирки. Сов. бот., 4—5, с. 43—79.

1943. Чозения в Якутской АССР. Бот. ж., 28, 1, с. 30—34.

1944. Естественные кормовые ресурсы Якутской АССР. Уч. зап. Якутск. пед. и учит. инст., 1, Якутск, с. 55—61.

1948. Растительность Верхоянского района. Якутская научно-иссл. база АН СССР, Якутск, с. 1—68.

Растительность Северо-Востока Якутии. Доклады на первой научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск, с. 164—176.

1954. Луга и пастбища Центральной Якутии. Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве Центральной Якутии, М., с. 234—274. (Совместно с М. Н. Караваевым и А. М. Петровым).

1956. Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1 : 4 000 000. БИН АН СССР. (Соавтор).

1957. Краткий очерк лугов долины р. Лены в пределах Центральной якутской равнины. Тр. Инст. биол. ЯФ АН СССР, в. III, Якутск, с. 139—156.

Материалы к изучению торфяников Якутии. Тр. Томск. унив., т. 141, Томск, с. 130—139.

Степная растительность Якутского Заполярья. Тр. Инст. биол. ЯФ АН СССР, в. III, Якутск, с. 68—82.

1958. Изучение природных растительных ресурсов Якутской АССР. В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М., с. 184—186.

К изучению торфяников Якутии. Доклады на восьмой научной сессии ЯФ АН СССР, Якутск, с. 25—33.

Торфяное месторождение «Кумак». Доклады юбилейной сессии Томского унив.

1959. Луга и пастбища Центральной и Юго-Западной Якутии. Якутск, с. 1—50.

1960. Растительный покров Якутской АССР. В кн.: А. Д. Егоров. Химический состав кормовых растений Якутии. ЯФ СО АН СССР, М.—Л., с. 7—22.

1961. Краткий очерк растительности наледей в Якутии. В кн.: Материалы по растительности Якутии. Якутск. отд. ВБО, Л., с. 94—105.

Сведения о старинной мелиорации у якутов. В кн.: Сборник статей и материалов по этнографии народов Якутии, 2, ЯФ СО АН СССР, Якутск, с. 21—22.

Табунное содержание лошадей (тебеневки) в Верхоянском районе Якутской АССР. Тр. Н.-и. инст. сельск. хоз. Крайнего Севера, т. X, Норильск, с. 351—372.

1969. Чараны — ландшафты лесостепного типа в Центральной Якутии. Бот. ж., 54, 4, с. 539. (Совместно с С. З. Скрябиным).

1970. Почвы и растительность. В кн.: Геология СССР, т. XVIII. Западная часть Якутской АССР, ч. I, кн. I, М., с. 41—50.

1975. Луга Якутии, М., с. 1—176. (Совместно с В. Н. Андреевым, Т. Ф. Галактионовой, В. И. Михалевой, А. А. Пермяковой, В. И. Перфильевой, А. М. Петровым).

Институт биологии
Якутского филиала СО АН СССР,
Якутск.

В. Н. Андреев,
Л. Е. Комаренко.

Получено 4 VI 1975.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (4.191)

Javorka—Czapody. Iconographia florae partis austro-orientalis Europae Centralis. Budapest. Academiai Kiado. 1975. 576 p.
(Яворка—Чаподи. Иконография флоры юго-восточной части Центральной Европы, 1975)

A. I. TOLMATCHEV. *JAVORKA—CZAPODY*. ICONOGRAPHY OF THE FLORA OF SOUTH-EASTERN PART OF CENTRAL EUROPE. 1975

В ряду сводных монографических работ по флорам Европы видное место займет выпущенная в 1975 г. издательством АН Венгерской Народной Республики Иконография. Основными авторами книги являются покойный Ш. Яворка (S. Javorka, 1883—1961, флорист-систематик) и В. Чаподи (Vera Csapody, ботаник-художник), выполнившая много сотен черно-белых «портретных» изображений растений венгерской флоры и 40 акварельных таблиц. Содружество этих двух авторов обеспечило сочетание высокого ботанического и художественного качества отобранного и подготовленного для публикации материала. Его окончательное оформление для издания завершено уже после кончины Ш. Яворки. Особенно важно отметить в этой связи завершающую редакционно-составительскую работу Р. Шоо (R. Soo), проверившего и обновившего «Иконографию» в таксономическом плане, обеспечившего полную современность долго подготовлявшегося труда и дополнившего рукопись необходимыми примечаниями и пояснениями. Большую работу по подготовке «Иконографии» к печати также проделал С. Пристер (Sz. Priszter), снабдивший рукопись рядом историко-библиографических комментариев и трехъязычными венгеро-латино-английским терминологическим и географическим словарями.

Расположение материала, охватываемого текстом «Иконографии», подчинено системе Энглера в ее классической редакции (Engler-Gilg, 1924). Вопрос о виде решается в пользу узкой трактовки категории species, опирающейся на изображения соответствующих растений. Подчиненные виду таксоны, как правило, не выделяются. Категория subspecies применяется факультативно. Поскольку представление о принимаемом виде основано на его изображении, позиция авторов в этом вопросе представляется достаточно ясной, что, конечно, не исключает спорности тех или иных таксономических решений.

Опубликованная «Иконография» содержит изображения почти всех сосудистых растений Венгерской Народной Республики и примыкающих к ее границам территорий. Полнота систематического материала отражается количеством видов, перечисленных (более 4200!) на страницах книги. Известно, что детализация данных, осуществленная в последние десятилетия, и уточнение решений чисто таксономических вопросов привели к существенному расширению списка флоры рассматриваемой территории. Данные инвентаризации видового состава, отраженные в «Иконографии», соответствуют современной конкретной и в общем узкой концепции вида. Достижению необходимого реализма в отборе материала, разумеется, способствует характер книги как иконографии, в которой черты сходства и различия растений не только отмечаются, но показываются на изображениях объектов; представление о каждом виде закрепляется «портретом» соответствующего растения.

Оценивая «Иконографию» Ш. Яворки и В. Чаподи в целом, мы должны сделать вывод, что перед нами как тщательно составленный критический конспект флоры юго-восточной части Центральной Европы, так и превосходная «портретная галлерея» составляющих ее видов, облегчающая флористическое изучение Венгрии и сопредельных территорий. Составители и издатели проделали большую работу.

Опубликованная «Иконография» является хорошим памятником неутомимому исследователю венгерской флоры — Ш. Яворке — и отражением хорошо организованной работы коллектива венгерских ботаников.

Участники рассматриваемого труда и ее издатели заслуживают большой благодарности.

А. И. Толмачев.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 12 I 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 551.481.2 (430.1)

G. Kaule. Die Übergangs- und Hochmoore Süddeutchlands und Vogesen. Dissertation botanicae, B. 27, 3301, Lehre Verlag von J. Cramer 1974.
(**Г. Кауле.** Переходные и верховые болота южной Германии и Вогез)

E. A. GALKINA. *G. KAULE.* TRANSITIONAL AND RAISED BOGS OF SOUTHERN GERMANY AND VOGESEN

Объем рецензируемой книги 345 страниц, библиография включает 237 названий, имеется 16 таблиц и 9 рисунков. Приложение к книге: 2 карты болотных районов и одна сводная таблица типов болотных массивов и их встречаемости в пределах выделенных районов.

Как указывает автор, в работе излагаются результаты многолетних исследований юга Германии (южная часть ФРГ), которые были проведены для выбора объектов, намеченных к охране. Автор ставит вопрос о необходимости комплексного подхода к планированию работ по охране болот. Болотные массивы в целом, и в первую очередь их растительный покров, очень чутко отзываются на вмешательство человека не только в пределах самого болотного массива, но и в его окружении. По этой причине охрана болот должна сочетаться с охраной «буферных» зон. Подобные вопросы с различной остротой встают и перед болотоведами других стран.

Г. Кауле рассматривает принципы классификации болот, наиболее приемлемые для целей их охраны. Он кратко разбирает принципы, принятые в Западной Европе, и приходит к выводу, что наиболее пригодным является географический. При классификации крупных подразделений учитываются общий характер болотного массива, условия его залегания и окружение. Более дробные подразделения автор предлагает проводить по растительному покрову и видам-индикаторам. Им выделены следующие географические типы болотных массивов (с нашей точки зрения, они представляют собой крупные группы типов): висячие (Hangmoore), камовые (Kammoore), седловинные (Sattelmoore), долинные (Talmoore), одностволь-но-ложбинные (Stammbeckenmoore) и разветвленно-ложбинные (Zweig-beckenmoore).[1] Болота двух последних групп, вероятно, приурочены к ложбинам стока талых ледниковых вод.

Группа висячих болот наиболее разнообразна. Согласно схеме Кауле, она разделяется на ряд типов: солигенные висячие болота (soligene Hang-moore), омбросолигенные висячие болота (ombrosoligene Hangmoore), асимметричные верховые (asymmetrische Hochmoore) и, возможно, болота озерных плато — платообразные (Plateauhochmoore). Отметим, что про-

[1] Перевод двух последних названий смысловой.

филь асимметричного массива в случае его действительной асимметричности должен лежать не на горизонтальной поверхности, как указано на схеме Кауле, а на наклонной. Это подтверждается содержанием первой главы (с. 2, рис. 1) книги «Moor und Torfkunde» (1976). В ней авторы (Г. Кауле и К. Гётлих) приводят два схематических разреза: один для симметричного а другой для асимметричного верхового болота; различия заключаются в уклоне их минерального дна.

Для характеристики растительного покрова (закономерностей его распределения) Кауле использует подразделения Х. Освальда (Osvald, 1923) на комплексы (биогеоценозы, или фации), добавляя к ним «комплекс роста», предложенный К. Хюеком (Hueck, 1928), и приводит краткую характеристику растительного покрова этих комплексов. Использование для описания природы болотных массивов комплексов Освальда и Хюека как минимальных территориальных единиц можно приветствовать; однако следует заметить, что эти комплексы были выделены Освальдом для настоящих выпуклых — симметричных сфагновых болот. В пределах же территории, исследованной Кауле, типичных симметричных верховых болот нет; исключение составляют лишь кратеровидные. Бо́льшая часть болотных массивов имеет наклонную, плоскую или слегка вогнутую поверхность. Таким образом, на основной части массивов закономерность смен территориальных комплексов будет иной. Концентрическое распределение комплексов заменится поперечным или продольным, а характерные для них сообщества будут индицировать уже иные природные особенности. Последние определяются ходом развития болотных массивов; это особенно резко проявляется в болотных массивах с вогнутой поверхностью.

Так как территория южной Германии хорошо освоена, болотных массивов в естественном состоянии здесь почти не сохранилось. По этой причине охране должны подлежать не только целые болотные массивы, но и их отдельные достаточно крупные сохранившиеся участки, а также некоторые нерекультивируемые, «заброшенные» болотные массивы (последнее предлагается сделать, чтобы проследить этапы их регенерации).

Все это заставило Кауле разработать определенные правила описания болотных массивов — «анкету», содержание которой должно учитываться при описании, картировании и составлении кадастра болот (кадастр занимает значительную часть книги — с. 57—224).

Содержание «анкеты»: 1) облик болота — естественный, интенсивно используемый, нерекультивируемый; 2) современная растительность; 3) геоморфологическое положение; 4) ведущее водное питание; 5) уровень стояния воды при торфообразовании; 6) история возникновения; 7) ботанический состав верхнего слоя торфа; 8) химический состав верхнего слоя. Автор дает также формы для описания болот, фиксации их качества и учета флористического состава, пригодные для машинной обработки. Для исследованной территории приведены обширные списки растений — сосудистых, мхов и лишайников. При названии каждого вида указаны фамилия автора, условия местообитания, степень встречаемости в определенных районах и среди географических типов.

Кауле, как и болотоведы других стран, предлагает при заповедовании различать болотные массивы по их значимости — международной, национальной, региональной и местной. Если судить по кратким описаниям болот, то наибольшее внимание он уделяет международному значению группы висячих болот, и в частности асимметричным верховым. Эта группа болотных массивов особенно разнообразна в южной Германии, характерна она и для многих горных и низкогорных стран, а также для террас морей, озер и рек равнинных территорий.

Автор выделил для охраны одиннадцать болотных массивов международного значения. Шесть из них входят в группу асимметричных верховых болот; все они расположены в пределах 620—370 м над ур. м. Для их облесенных частей характерны горная сосна — спирке *Pinus mugo* f. *erecta*, *Eriophorum vaginatum*, присутствие или отсутствие мочажин или озерков. Для двух из них характерно наличие ручьев или топей с расчленен-

ным микрорельефом (Stufenkomplex). Вдоль ручьев и по топям развита различная минеротрофная растительность с редкими видами. Шестой массив «Черное болото» представляет собой единственное грядово-мочажинное олиготрофное болото. На его грядах-кочках развиты *Sphagnum fuscum* и *Empetrum nigrum*, единично имеется сосна *Pinus silvestris*. Края кочек крутые, покрыты печеночниками. По краям мочажин произрастают *Drepanocladus fluitans* и *Sphagnum cuspidatum*; основная площадь их лишена растительного покрова. Это болото лежит на высоте 770 м.

Из группы верховых болот озерных плато (Plateauhochmoore) выделены три болотных массива. Два из них лежат на высоте 900—980 м над ур. м., а третье — на высоте 530 м. Для всех трех характерно обилие мелких озерков, в основном заросших, соединяющихся протоками. На этих болотах обильна водно-болотная растительность. Очень обычны *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, *Sphagnum riparium*. Из древесных пород на одном встречается *Pinus mugo* f. *prostrata*, а на двух других *P. mugo* f. *erecta*; однако автор считает, что присутствие первой формы сосны связано с деятельностью человека. На третьем болотном массиве имеются растительные сообщества с *Pinus silvestris*.

Заповедано также болото, расположенное в каровой мульде. Оно питается ключевыми водами, подробное описание отсутствует.

На выделенном участке имеется несколько различных по размерам болотных массивчиков типа кратеровидных болот (Kraterhochmore). Центральная часть их занята мочажинами и озерками; склоны с горной сосной формы латше. Вода из центральной части стекает вниз. образуя топи. В некоторых из этих болот развиты (по топям) эрозионные процессы; здесь характерны комплексы со *Sphagnum compactum*, *S. tenellum* и *Trichophorum caespitosum*. Вместо типичного лагга — лесной топи — развиты жесткотравные луга, а вдоль ручья сохранились остатки сероольхового приболотного леса.

Группа болот национального значения представлена 45 массивами, вернее, 45 участками с различными сохранившимися болотными сообществами. 17 участков расположено в пределах асимметричных болотных массивов верхового типа. В пределах же висячих болот выбраны также участки с древостоем из ели европейской и сосен формы спирке и латше; все выбранные участки расположены в полосе от 400 до 1450 м над ур. м.

В заключение можно заметить, что географическая классификация Кауле занимает промежуточное положение между геоморфологической классификацией С. Н. Тюремнова (1949) и ландшафтной Е. А. Галкиной (1959), Е. А. Галкиной, Т. Г. Абрамовой, В. Н. Кирюшкина (1973). К сожалению, Кауле основное внимание обращает на существующий растительный покров, но не достаточно глубоко рассматривает причины, определяющие закономерности распределения территориальных комплексов, и лишь поверхностно характеризует строение верхних слоев торфяной залежи.

В целом же работа Кауле представляет значительный интерес не только для характеристики растительности и природных условий болот в южной Германии, но и с точки зрения сбора и обработки данных для оценки категорий болот, выбираемых для охраны.

ЛИТЕРАТУРА

Галкина Е. А. (1959). Болотные ландшафты Карелии и принципы их классификации. Тр. Карельск. ФАН СССР, XV. Торфяные болота Карелии. — Галкина Е. А., Т. Г. Абрамова, В. Н. Кирюшкин. (1973). О картировании болотных массивов. В кн.: Применение аэрофотосъемки при изучении лесного и болотного мелиоративного фондов. — Тюремнов С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Moor und Torfkunde. (1976). Herausgegeben von Karlhands Göttlich. Stuttgart.

Ленинград. *Е. А. Галкина.*

Получено 14 III 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 : 551.481.2(437.2)

K. Rybniček. Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmisch-Mährischen Höhe. Vegetace ČSSR, A 6 [243 с., 79 рис., 74 табл., 18 карт и схем, библ. 208], Praha, 1974.

(К. Рыбничек. Растительность болот южной части Чешско-Моравской возвышенности)

Т. К. YURKOVSKAYA. *K. RYBNIČEK.* THE VEGETATION OF MIRES OF SOUTHERN PART OF CZECHO-MORAVIAN ELEVATION. 1974

Рецензируемая монография опубликована в серии «Растительный покров Чехословакии», в которой уже вышел ряд монографических исследований, посвященных различным проблемам геоботаники и экологии растительности.

Книга содержит детальный анализ растительных сообществ болот южной части Чешско-Моравской возвышенности, их экологии, динамики и географии. В ней имеется 7 глав, написанных по-немецки, и резюме на немецком, чешском и английском языках (главы 8—10).

Во введении (первая глава) автор указывает, что полевые и лабораторные исследования, положенные в основу данной работы, велись в течение 10 лет.

Во второй главе дан анализ физико-географических условий. Исследованная область — часть водораздела бассейнов Северного и Черного морей — представляет собой ряд горных цепей в южной части Чешско-Моравской возвышенности. Средняя высота над уровнем моря — 600, колебания высот от 500 до 835 м. Охарактеризована история развития рельефа начиная с раннего палеозоя и отмечено относительное однообразие геологического строения. Преобладающими породами являются гранит и адамелит; некоторые другие горные породы (амфиболит) занимают ничтожные площади, но важны как обогатители минеральными элементами родниковых вод, питающих ключевые болота. Автор отмечает влажность умеренно-теплого климата; вблизи вершин климат становится очень влажным и холодным. Приводятся многочисленные графики (суточные, среднемесячные, среднегодовые) температур и осадков для разных точек. Заканчивается глава кратким описанием растительности района и ее истории. К. Рыбничек отмечает, что общий характер растительности монотонен, леса относятся к пихтово-буковой ступени.

В третьей главе изложена методика. Автор использовал фитоценологические методы школы Цюрих-Монпелье, которые, по его мнению, дают наибольшие возможности для сопоставления данных, полученных разными фитоценологами в различных регионах. Описаны частные методики, использованные автором для анализа растительного покрова, его динамики, а также анализа торфов, торфяных почв и химического состава воды.

Четвертая глава, самая большая, содержит основные результаты фитоценологических исследований, проведенных автором. Она посвящена классификации и синэкологической характеристике болотных сообществ. Дана характеристика следующих таксономических единиц растительности: класс, порядок, союз, ассоциация и субассоциация; описаны также сообщества, таксономический ранг которых не установлен.

Преобладающая часть болотных сообществ исследованной области относится к классу Scheuchzerio-Caricetea fuscae Nordh. ex Tx. 1937. В современном объеме этот класс охватывает сообщества всех болот, а также заболоченных земель, за исключением сообществ верховых болот. К этому классу автор отнес 12 ассоциаций, 13 субассоциаций и несколько безранговых единиц сообществ. Сообщества класса Nardo-Callunetea Preising 1949 довольно часто встречаются на минеральном субстрате. Их происхождение обусловлено главным образом антропогенным влиянием. Типологическое разнообразие этого класса невелико, он представлен здесь всего двумя ассоциациями. Распространение сообществ класса Oxycocco-Sphagnetea Braun-Blanquet et Tüxen 1943 ограничивается юго-за-

падной частью исследованной области, которая примыкает к южночешскому озерному бассейну. В этот класс К. Рыбничек отнес сообщества верховых болот, низкий таксономический ранг которых он затрудняется определить.

Флористическое и фитоценотическое описания каждой ассоциации или субассоциации сопровождаются подробным экологическим анализом (приведены данные о местоположении, морфологии почвы, химическом составе болотной воды и торфа и т. п.), а также сведениями о географическом распространении ее по данным автора и литературным источникам. Описание почв по горизонтам и данные химических анализов приведены в таблице; графики иллюстрируют колебания уровня грунтовых вод в сообществах, изменение водно-воздушных условий и мощности торфяного слоя в ризосфере. Каждое описание сопровождается фотопортретом. В приложении (вкладыш) даны таблицы (сводные списки) флористико-фитоценотических анализов для всех ассоциаций и субассоциаций, а также сокращенная синтетическая таблица. Столь детальное эколого-фитоценотическое описание ассоциаций, проведенное автором, может служить образцом.

Обязательная публикация первичных материалов геоботанических анализов в виде таблиц (которые, конечно, удорожают и усложняют издание) является наиболее положительной и ценной частью всех фитоценологических работ, использующих метод Браун-Бланке. Это дает возможность геоботаникам, работающим другими методами, оценить этот материал и использовать его для различных сопоставлений.

В небольшой п я т о й главе обсуждаются синдинамические отношения болотных сообществ. По-мнению автора, не следует злоупотреблять понятием сукцессия. О сукцессиях на болотах можно говорить лишь на основе детального послойного анализа ботанического состава торфа, так как сукцессии происходят в результате изменений ценотических процессов на одной и той же площади в процессе торфообразования. На основании исследований современного растительного покрова устанавливаются синдинамические отношения между болотными сообществами. Автор предлагает схему таких отношений между сообществами болот южной части Чешско-Моравской возвышенности. В этой схеме сообщества в зависимости от трофности местообитания группируются в 4 ряда развития, отдельные ступени которых, определяемые уровнем зеркала грунтовых вод, в известной степени аналогичны.

В ш е с т о й главе, посвященной синэкологическим отношениям болотных сообществ и их дифференциации по местообитаниям, сведены все данные, характеризующие местообитания, разбросанные в фитоценологическом разделе работы. Среди них, помимо топографических условий, определяющих источники водного питания, в качестве основных факторов рассматриваются химический состав воды, высота уровня грунтовых вод и его колебания. На основании этих данных предложена дифференциация типов местообитаний. Глава сопровождается большим количеством диаграмм, содержащих результаты различных анализов.

С е д ь м а я глава содержит краткую характеристику всех 65 исследованных болотных массивов. К. Рыбничек отмечает, что наиболее распространенным морфолого-топографическим типом являются так называемые висячие ключевые болота. Широко распространены долинные болота. В качестве особого типа следует рассматривать наиболее молодые торфяники, образовавшиеся по берегам многочисленных озер.

Торфяные залежи всех исследованных болот обычно неглубокие и небольшие по площади, а потому не предствляют интереса для промышленного использования. Возраст болот различен. Большая часть их очень молодая, образование их связано с субатлантическим периодом.

Для каждого болота автор приводит номер, название, географическое положение, площадь, мощность залежи, геологию подстилающих пород, морфолого-топографический тип торфяника, краткое описание растительности и поверхности. Дана оценка с точки зрения охраны природы и экономики, приводятся соответствующие рекомендации. Для болот-

ных массивов, которые были уже описаны в литературе, указаны библиографические источники.

Территорию южной части Чешско-Моравской возвышенности автор делит на 3 болотных области, в пределах которых и даны описания болот.

A. В растительном покрове болот преобладают сообщества Caricetalia fuscae и Tofieldieta и полностью отсутствуют элементы верховых болот. Область расположена в северной части территории.

B. В растительном покрове болот преобладают, кроме сообществ Caricetalia fuscae и Caricion demissae, также сообщества Eriophoron gracilis. Встречаются фрагменты сообществ Rhynchosporion. Область расположена в центре территории.

C. В растительном покрове болот преобладают сообщества Rhynchosporion, Caricion demissae и Oxycocco-Sphagnetea. Сюда относятся преимущественно болота, расположенные на вершинах возвышенности Новая Быстрица. К этой же области следует отнести некоторые болота Австрии.

Эта глава сопровождается картодиаграммой; на ней все болота обозначены порядковыми номерами, под которыми они описаны в тексте, а круговые диаграммы характеризуют размер болотных массивов и соотношение господствующих категорий растительного покрова. Границы выделенных автором областей на картодиаграмме не обозначены. Глава иллюстрирована большим числом фотографий.

Для четырех болот, имеющих наибольшее значение с точки зрения охраны природы, даны серии из трех карт в М. $\approx$1 : 1400 и схемы заложенных профилей. На профилях показаны лишь уровни дна и поверхности болотных массивов и глубина торфяной залежи. Сведения о торфе и строении торфяной залежи отсутствуют как в тексте, так и на профилях. Серия карт состоит из карты ситуаций, на которой даны изогипсы через 0.25 м, гидрографическая и дренажная сеть, контуры неболотной растительности (леса и заросли кустарников), пункты и номера геоботанических описаний и линии профилей. Вторая карта — мощности торфа. Третья — карта растительности. Она, естественно, наиболее детальна. На четырех картах растительности показаны 24 единицы растительного покрова, главным образом ассоциации и субассоциации. Легенда к картам всех четырех болот единая, и потому они хорошо сопоставимы не только в сериях, но и между собой. Все карты черно-белые. Следует отметить продуманность штриховых обозначений на картах растительности, которые при отсутствии каких-либо подразделений в тексте легенды подчеркивают как различные степени связи между картируемыми категориями, так и их отличия.

Книга К. Рыбничека вносит существенный вклад в познание растительного покрова болот. Она несомненно заслуживает внимания болотоведов, а также ботаников, занимающихся изучением растительности горных стран центральной и восточной Европы. Эта работа интересна и для флористов и всех, кто занимается вопросами охраны природы.

Т. К. Юрковская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 III 1977.

УДК 0.19.941:002.01 : 581.524.4 : 912(941)

J. S. Beard. The vegetation survey of Western Australia. Vegetatio, vol. 30, № 3, 1975. (**Д. С. Берд.** Картирование растительности Западной Австралии. 1975)

J. S. Beard. Nullarbor. 1 : 1 000 000 vegetation map series. Explanatory notes to sheety 4. The vegetation of the Nullarbor area. University of Western Australia Press, Nedlands, 1975. (**Д. С. Берд.** Налларбор. Серия карт растительности 1 : 1 000 000. Объяснительная записка к листу № 4. 1975)

I. I. PAJANSKAYA-GVOZDEVA. (A REVIEW)

В 1964 г. кафедрой географии университета штата Западная Австралия был утвержден проект создания карт растительности этого штата. Руководителем был назначен Д. С. Берд, его помощником — М. Д. Вэбб. К началу работ для этой территории существовали лишь схематические мелкомасштабные (1 : 3 000 000, 1 : 25 000 000) карты и только растительность отдельных небольших площадей была закартирована более детально. Проект предполагал создание двух серий карт — многокрасочных в М. 1 : 1 000 000, соответствующем масштабу «Международной карты растительного покрова» (Carte internationale du tapis végétal), и черно-белых М. 1 : 250 000 только для Юго-Западной ботанической провинции. Растительность этой провинции отличается более сложным строением, и при картографировании в М. 1 : 1 000 000 потерялись бы многие ее важные черты.

Начало публикации карт относится к 1969—1973 гг., когда были изданы первые листы М. 1 : 250 000 (листы серии 1 : 1 000 000 начали выходить позднее — с 1974 г.; к каждому листу карты издавался пояснительный текст).

Карты составлялись на основе полевых наблюдений авторов и дешифрирования аэрофотоматериалов с использованием всех доступных источников информации, из которых можно было извлечь сведения о растительности и природных факторах среды.

На картах показана естественная растительность, существовавшая в этой части континента до поселения европейцев. Реконструировать ее, по мнению авторов, несложно, так как 40% площади до сих пор не используется и растительный покров по существу остается первичным, неизменным. Половина площади занята пастбищами и не претерпела коренных изменений; оставшиеся 10% (в основном на юго-западе) подвергались интенсивному освоению. Авторы предполагают провести восстановление первичной растительности в этом районе по уцелевшим остаткам ее на обочинах дорог, по материалам старых аэрофотосъемок, а также используя карты почв.

Для описания и картографирования растительности были созданы системы классификации, терминологии и индексации,[1] в которых Д. С. Берд и М. Д. Вэбб выступают как последователи А. В. Кюхлера и П. Данзеро.

Сознавая предварительный характер своих исследований, авторы приняли за основу физиономический подход к характеристике растительности, дополнив его использованием принципа доминантности. Основным классификационным подразделением является ассоциация. В понимании авторов, это — единица широкого объема, характеризующаяся одинаковыми или близкими доминирующими видами. Ассоциации можно разделить по флористическим признакам на более мелкие группы, например консоциации — однодоминантные фитоценозы. По структуре и формам роста, т. е. по физиономическим признакам, ассоциации объединяются в формации. Картографирование растительности в данных масштабах производится преимущественно в ранге формации.

Для более удобной и полной передачи на карте основных характерных свойств растительного покрова авторы используют предложенную

[1] J. S. Beard. The vegetation of the Boorabbin and Lake Johnston areas, Western Australia. Proceed. Linn. Soc. New South Wales, v. 93, 1969.

ими краткую систему индексации. Так, буквенными символами они обозначили: 1) физиономические черты доминирующего яруса и его высоту (прописные буквы); 2) доминирующие роды растений (строчные буквы); 3) сомкнутость доминирующего яруса (строчные буквы).

Физиономические черты доминирующего яруса: T — высокие деревья (высота 25 м); M — средние деревья (высота 10—25 м); L — низкие деревья (высота $<$ 10 м); S — кустарники (высота $>$ 1 м); Z — кустарнички (высота $<$ 1 м); G — дерновинные злаки; H — хаммоковые злаки; F — разнотравье; X — лишайники и мхи; C — суккуленты.

Флористические элементы (доминирующие роды): e — *Eucalyptus*; a — *Acacia*; t — *Triodia*; x — гетерогенные (смешанные и др.).

Сомкнутость: d — густой полог, проективное покрытие листвы $>$ 70%; c — средней густоты полог, проективное покрытие листвы 30—70%; i — несомкнутый полог, проективное покрытие листвы 10—30%; r — редкий, но заметный полог, проективное покрытие листвы $<$ 10%; b — растительность почти отсутствует, проективное покрытие листвы незначительное, не принимаемое в расчет; p — рассеянные группы, нет определенного проективного покрытия листвы.

Листопадные деревья, которых в Австралии мало, обозначаются индексом d, например M_d, L_d. Путем введения цифровых индексов показываются отдельные виды растений: a_1 — *Acacia aneura*, a_{13} — *A. sowdenii*. Из отдельных символов авторы составляют общую формулу, в которой первая строчная буква обозначает флористический состав доминирующего яруса, средняя прописная буква содержит физиономическую (самую важную, по мнению авторов) характеристику, затем следует обозначение (также строчной буквой) сомкнутости доминирующего яруса. Такая форма записи хорошо воспринимается зрительно: eMc — доминирует эвкалипт, сомкнутое сообщество средних деревьев; aLi — доминирует акация, несомкнутое сообщество низких деревьев. При наличии двух и более господствующих ярусов их символы могут быть написаны вместе, например xSZc. Путем написания индексов через знаки препинания можно охарактеризовать и другие ярусы сообщества: eLr, aSr, pHi (несомкнутые хаммоковые злаковники из *Plectrachne* с рассеянными кустами акации и низкими деревьями эвкалиптов). Если 2 сообщества чередуются на одной и той же площади, они записываются так: eMi/xSZc (эвкалиптовое редколесье с участками кустарничковых пустошей).

Для всех категорий растительного покрова авторами принята система терминов и индексов (см. таблицу).

Индексы (символы)	Краткая характеристика индексов	Термины [2]
Tc	Сомкнутое сообщество высоких деревьев	Высокий лес
Mc	Сомкнутое сообщество средних деревьев	Лес
Lc	Сомкнутое сообщество низких деревьев	Низкий лес
Ti	Несомкнутое сообщество высоких деревьев	Высокое редколесье
Mi	Несомкнутое сообщество средних деревьев	Редколесье
Li	Несомкнутое сообщество низких деревьев	Низкое редколесье
Sc	Сомкнутые высокие заросли кустарника	Заросль
Si	Несомкнутый высокий кустарник	Кустарник
Sp	Несомкнутые группы высоких кустарников	Парковый кустарник
Zc	Сомкнутые кустарнички	Пустошь
Zi	Несомкнутые кустарнички	Кустарнички
G	Сообщества дерновинных злаков	Саванна
H	Сообщества хаммоковых злаков	Степь
F	Сообщества с доминирующим разнотравьем	Разнотравье
X	Лишайники и мхи, растущие на скалах	Скальная растительность
C	Суккулентные кустарники	Суккулентная степь

[2] Понятия «редколесье», «пустошь», «степь» и другие не соответствуют принятым в советской геоботанике.

В условных обозначениях и в объяснительных записках, кроме указанных выше терминов, использовались общепринятые местные:

Мали (Mallee — eSi) — эвкалиптовый кустарник, эвкалипты принимают форму «увеличенного» полукустарника, состоящего из множества побегов, поднимающихся от подземных корневищ иногда до высоты 6 м.

Мульга (Mulga — aSi) — кустарники или низкое редколесье из *Acacia aneura* и сопутствующих ей видов.

Мангры (Mangrove) — редколесья соленых маршей.

Пинден (Pindan) — трехъярусная чаща — формация, найденная на тропическом севере Австралии.

Для сложных многоярусных сообществ авторами предложена терминология, в которой учитывается роль каждого яруса. Приведем примеры.

Редколесные злаковники (сообщества злаков с редколесьем): 1) древесный ярус и злаки являются кондоминантами, редколесье степное/саванное; 2) рассеянные деревья и кусты, древесная степь/саванна; 3) редкие деревья, саванна/степь с редкими деревьями.

Индексы и термины используются в легенде к картам. Цветовая шкала к картам включает цвета от голубого для влажных лесов до красного для пустынь: высокие деревья (T) — синий, средние деревья (M) — зеленый, низкие деревья (L) — оранжевый, кустарники (S) — желтый, кустарнички (Z) — серый, дерновинные злаки (G) — оливковый, хаммоковые злаки (H) — красный, лишайники и мхи (X) — штриховка, суккуленты (C) — оранжевый.

Применение изложенных Бердом принципов классификации и картирования растительности можно рассмотреть на примере одного из опубликованных листов карты М. 1 : 1 000 000 и объяснительной записки к нему. Территория, закартированная на этом листе, тянется от побережья Большого Австралийского залива до 29° южной широты и от 121°30′ до 129° восточной долготы. Это в основном малонаселенные пустынные и полупустынные районы.

Карту и объяснительную записку к ней нужно рассматривать как единое картографическое произведение. Легенда карты приведена за ее рамкой. Она содержит 34 номера, объединенных в 7 разделов; 6 из них соответствуют высшим категориям физиономической классификации (низкий лес, редколесье, низкое редколесье, кустарники, степь, суккулентная степь); раздел 7 составляют мозаичные единицы растительного покрова. Для каждого номера легенды приводятся индекс и краткий текст. Кроме растительности, на карте отображены некоторые физико-географические черты территории: грядовые и движущиеся пески, скальные обнажения гранитов, временные озера, активные водотоки; проведены границы заповедников и национальных парков.

Номера первых 6 разделов легенды соответствуют ассоциациям и формациям. В последнем случае в контурах на карте цифровыми индексами в формуле иногда указывается видовая принадлежность доминанта, т. е. показываются и ассоциации. Следует отметить, что пояснения в легенде очень краткие и не полностью согласованы с текстом легенды в объяснительной записке. В последней даны дополнительные характеристики номеров и даже вводятся дополнительные подразделы; например, кустарники (shrubland) делятся на 3 подраздела, степи — на 2, но там отсутствует перечень видов, слагающих формации.

Каждый номер легенды обозначается формулой-индексом и цветом, соответствующими описанной выше классификации и цветовой шкале. Однако не везде понятна логика подбора цвета, тем более что подход к этому непоследовательный. Так, например, кустарники обозначаются пятью цветами, хотя их 9 типов. Первые 3 выдела имеют одинаковые физиономические характеристики и им присвоен один цвет, несмотря на то что видовой состав их разный. По этому же принципу одним цветом обозначены и два последних выдела. Четыре средних номера, также различающиеся только по видовому составу, показаны тремя цветами. Кроме того, индексы на

карте иногда не соответствуют цветовому обозначению, причем это касается как высоты и сомкнутости ярусов, так и видового состава. Вероятно, здесь сказываются в какой-то мере недостатки корректуры, а также малая изученность территории, которая не позволила выработать более последовательную систему классификации и условных обозначений.

Частично этот недостаток восполняется надписями на контурах карты, являющимися ее специфической особенностью. Они характеризуют отклонения от условных обозначений в структуре растительности, видовом составе, эколого-физиономических чертах, приуроченности к элементам рельефа, дополняют сведения о физико-географических условиях, показывают появление нетипичных видов и участков иных типов растительности. Правда, иногда надписи повторяют индексы или даже содержат меньшую информацию, чем они, и тогда только перегружают карту. Некоторые же контуры не имеют ни индекса, ни надписи и их содержание раскрывается только с помощью цвета.

Выделы на карте ограничены тонкой сплошной линией, названной в легенде границей типов растительности. Однако нигде нет разъяснения, что авторы понимают под типом растительности. По-видимому, для удобства они объединяют под этим названием формации, ассоциации, а также их повторяющиеся сочетания (mosaic units), отдельные элементы которых не могут быть, по их мнению, закартированы в данном масштабе.

В районе Налларбор контуры некоторых категорий суккулентных степей разделены штрихпунктирной линией на подтипы. О том, что представляют собой подтипы, можно судить лишь по надписям в контурах. Очевидно, подтипы выделяются по сочетаниям растительности в депрессиях с растительностью равнин.

Наиболее последовательно разработана система обозначений мозаичных единиц. Преобладающие элементы мозаики передаются цветом, менее распространенные — цветными значками. Иногда мозаика сообществ изображается заливкой в виде полос разного цвета. Индексы составляющих мозаику типов растительности отделяются косой чертой, причем на первом месте стоит символ преобладающего сообщества или формации: $e_{13}/_{14}$ Mi/dSi — эвкалиптовое редколесье с участками кустарников по вершинам холмов.

На карте обозначены также единицы ботанического районирования. Самыми крупными являются ботанические провинции, которые показаны только надписями без проведения границ. Следующие по рангу — ботанические районы, границы которых изображены сплошными жирными линиями, а названия написаны более мелким шрифтом, чем названия провинций. В объяснительной записке приведен список ботанических районов по провинциям, таким образом границы последних легко установить, суммировав площади составляющих их районов. Обозначение на карте территориальных единиц различными надписями было бы более четким, если бы определенному рангу территориального деления растительности всегда соответствовал определенный шрифт надписи. Однако такое соотношение нарушено — некоторые названия районов написаны так же, как и названия провинций; это несколько затрудняет восприятие.

В объяснительной записке к карте описаны методы, применявшиеся при съемке, дан физико-географический очерк территории, приведены описания растительности и способы ее отображения на карте. Характеристика растительности дана по провинциям, а внутри них — по районам. Для Юго-Западной внутренней зоны и Юго-Западной ботанической провинции проведено дополнительное описание по системам растительности (подразделение ботанического района, на протяжении которого закономерно повторяются одинаковые группировки растительности). На карте нет границ систем растительности, а в объяснительной записке при ее характеристике индексы не приведены, поэтому поиски нужного описания затруднены. Наверное, удобнее была бы единая система обозначений и на карте, и в пояснительном тексте.

Объяснительная записка хорошо иллюстрирована многочисленными фотографиями. Схемы, графики, диаграммы, схематические карты, — все это существенно дополняет приведенные данные о природных условиях, растительности и влияния на нее человека.

Таким образом, на примере данного листа карты растительности Западной Австралии видно, что еще во многом не достигнут уровень лучших картографических работ в этой области, однако эти карты послужат хорошей основой для дальнейшего детального изучения растительности Австралии.

И. И. Паянская-Гвоздева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 II 1977.

ХРОНИКА

УДК 58 : 0063

ПЯТЫЕ ПЕРФИЛЬЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

(5—6 IV 1977, Архангельск)

В Архангельске стало традицией через каждые 5 лет проводить Перфильевские чтения. Пятая сессия, посвященная 95-летию известного ботаника и общественного деятеля доктора биологических наук Ивана Александровича Перфильева, была проведена Архангельским отделом Северного филиала Географического общества СССР, Архангельской областной организацией общества «Знание», Архангельским областным краеведческим музеем, Архангельским институтом леса и лесохимии и Архангельским областным советом Всероссийского общества охраны природы. В сессии приняло участие более 100 человек — представители партийных и советских организаций, преподаватели Архангельских институтов — лесотехнического, педагогического и медицинского, научные сотрудники Архангельского института леса и лесохимии, Пинежского государственного заповедника, преподаватели биологии средних школ, специалисты сельского и лесного хозяйства, студенты, краеведы, активисты общества охраны природы и т. д.

В адрес конференции поступили приветственные телеграммы от А. И. Толмачева (Ленинград), В. Н. Андреева (Якутск), писателя В. Е. Страхова (Ярославль) — автора биографической книги о И. А. Перфильеве «Жизнь, отданная Северу». Всего было заслушано 20 докладов.

О жизненном пути и научном подвиге ученого в ботанике рассказала его ученица и соратница **Л. И. Корконосова** в своем «Слове о Перфильеве».

Заведующий кафедрой ботаники Архангельского лесотехнического института **Г. Б. Гортинский**, докладывая о новых дифференцирующих признаках в определительных таблицах «Флоры Северного края», написанной И. А. Перфильевым, показал научную новизну этого ценного труда.

Результатам изучения растительности были посвящены выступления научного сотрудника лаборатории фитохорологии Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета **Н. Е. Варгиной**, научных сотрудников Института леса и лесохимии **О. Н. Мироненко** и **В. А. Мельник** и заведующей кафедрой ботаники Архангельского педагогического института **Н. П. Писковацковой**. Н. Е. Варгина охарактеризовала флору урочища Ары-Мас п-ова Таймыр, О. Н. Мироненко дала ботанико-географическое описание болот на севере Средне-Сибирского плоскогорья, В. А. Мельник привела данные о флоре окрестностей пос. Яг-Ель в Коми АССР и Н. П. Писковацкова описала морфологические особенности возрастного состояния и спектры ценопопуляций лядвенца рогатого в Холмогорской пойме.

Впервые на сессии, посвященной Перфильеву, сделали доклады специалисты сельского хозяйства. Директор Архангельской опытной сельскохозяйственной станции **А. И. Акишин** рассказал о возможностях повышения эффективности использования растительных ресурсов Севера в условиях современного земледелия: введение в культуру новых видов растений, внедрение высокоурожайных сортов и т. д. Начальник Станции

защиты растений **Т. А. Тихомирова** сообщила о химических средствах борьбы с сорной растительностью северных полей.

Лекарственным растениям Севера и их использованию в медицине был посвящен доклад заведующего кафедрой фармакологии Архангельского медицинского института **А. А. Зыкова**; о распространении массивов плодоносящих дикорастущих ягодников сообщил научный сотрудник Института леса и лесохимии **И. Н. Лукин.**

Часть докладов была посвящена природе лесов Севера и некоторым вопросам ведения лесного хозяйства. Заведующий кафедрой Архангельского лесотехнического института **Н. П. Львов** рассказал о географической выраженности северных лесов, научные сотрудники Института леса и лесохимии **В. И. Кашин и Б. А. Семенов** доложили о типологическом составе и продуктивности лесных фитоценозов на их северном пределе в бассейне р. Адзьвы (приток р. Усы), **Л. А. Варфоломеев** сделал доклад об изменении растительного покрова на заболоченных вырубках еловых лесов под влиянием осушения и обработки почвы под лесные культуры, **А. А. Звонкова** рассказала о динамике напочвенного растительного покрова после низовых пожаров в сосняках и ельниках Беломорско-Кулойского плато, преподаватель Архангельского лесотехнического института **Г. В. Стадницкий** сделал сообщение о лесозащитной роли напочвенного растительного покрова на вырубках Северо-Запада европейской части СССР, а другой преподаватель этого института **П. Ф. Совершаев** — о строении и росте вегетативных почек сосны и ели.

Видное место на сессии заняли выступления, посвященные охране и рациональному использованию растительных ресурсов. Заместитель директора по научной работе Архангельского института леса и лесохимии **В. Г. Чертовской** посвятил свой доклад охране растительности Архангельской обл., а научный сотрудник Института биологии Коми филиала АН СССР **Н. И. Непомилуева** — охране растительности Коми АССР, заведующий кафедрой ботаники Вологодского педагогического института **Р. В. Бобровский** — редким и исчезающим растениям Вологодской обл.; преподаватель Архангельского педагогического института **Б. В. Ермолин** рассказал об охране вяза на северной границе его распространения, заведующий отделом природы Архангельского областного краеведческого музея **А. А. Гасконский** — о внедрении растений дикорастущей флоры в зеленый наряд северных населенных пунктов.

С докладом «О значении наследия выдающегося ученого Севера И. А. Перфильева в подготовке учителей-биологов средних школ» выступила преподаватель Архангельского педагогического института **М. Н. Колбасенко.**

В зале, где проходила сессия, демонстрировалась выставка, характеризующая жизнь и деятельность И. А. Перфильева.

Конференция приняла решение о необходимости координации ботанических исследований на Европейском Севере под руководством Всесоюзного ботанического общества прежде всего при уточнении ареалов и северных местонахождений типичных и редких растений, выделении участков растительности в качестве памятников природы, расширении сети пунктов проведения фенологических наблюдений и при осуществлении других мероприятий.

Организационный комитет пятой сессии обращается в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР и Всесоюзное ботаническое общество с просьбой принять участие в очередной научной сессии, посвященной 100-летию со дня рождения И. А. Перфильева, в 1981 г. в Архангельске.

В. И. Кашин.

Архангельский институт
леса и лесохимии.

Получено 18 IV 1977.

МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1975—1976 гг.

I. A. GUBANOV. THE MOSCOW DIVISION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY DURING 1975—1976

В прошедшие два года Московское отделение ВБО продолжало активную деятельность [1], обсуждая на собраниях и заседаниях секций актуальные проблемы ботаники.

За два года проведено 10 общих собраний, на некоторых из них присутствовало до 200 человек. Несколько собраний посвящались памяти видных московских ботаников.

В день рождения Л. Л. Курсанова 6 февраля ежегодно проводятся собрания, на которых обсуждаются микологические проблемы. В 1975 г. в этот день Л. В. Гарибова сделала доклад «Использование комплекса методов при систематических обработках рода Agaricus», а в 1976 г. выступил Л. В. Кузнецов с докладом «Пол и патогенность головневых грибов».

12 марта 1975 г. МО ВБО отметило на своем собрании 100-летие со дня рождения Б. А. Келлера. Были заслушаны доклады Ю. К. Дундина «Б. А. Келлер как геоботаник» и Е. С. Смирновой «Растительность окрестностей озера Асликуль и проблема его сохранения». Присутствующие на собрании высказались в поддержку ботанической общественности Башкирии в необходимости заповедания района оз. Асликуль с замечательными ландшафтами и неповторимым растительным покровом.

11 февраля 1976 г. общее собрание было посвящено 75-й годовщине со дня рождения бывшего председателя МО ВБО А. А. Уранова. Кроме сообщения о жизни и деятельности А. А. Уранова, с которым выступил Т. А. Работнов, были обсуждены научные доклады учеников А. А. Уранова, развивающих его идеи: Л. И. Воронцовой, Л. Е. Гатцук и И. И. Ермаковой — «О жизненности особей в ценопопуляциях растений» и Н. И. Шориной и О. В. Смирновой — «Строение ценопопуляций эфемероидов в связи с их биологическими особенностями».

6 октября 1976 г. собрание посвящалось памяти И. Г. Серебрякова. На обсуждение были вынесены доклады: Л. М. Шафрановой «Ветвление у растений: процесс и результаты» и А. Я. Орлова «Особенности потребления влаги сосной на песчаных почвах».

На двух общих собраниях обсуждались итоги и решения международных научных конгрессов. Участники XII Международного ботанического конгресса В. Н. Павлов, В. В. Петров, Т. А. Работнов, Т. И. Серебрякова, В. Н. Тихомиров и другие 22 октября 1975 г. сделали сообщения о работе различных секций и симпозиумов конгресса. О биогеографических проблемах, обсуждавшихся на XXIII Международном географическом конгрессе, рассказали на собрании МО ВБО 3 ноября 1976 г. А. Г. Воронов, О. С. Гребенщиков и Т. А. Работнов.

На трех многолюдных собраниях МО ВБО были заслушаны информации о заграничных путешествиях. В. В. Петров поделился впечатлениями о поездке в Австралию (26 XI 1975), Новую Зеландию и Фиджи (18 II 1976); В. П. Прохоров — на Кубу (19 X 1976).

Регулярно проводились заседания пяти секций МО ВБО. Наряду с московскими ботаниками на них довольно часто выступали с докладами ученые из других городов.

Секция геоботаники (руководитель Т. А. Работнов) провела за 2 года 18 заседаний, на которых обсуждено 20 научных и информационных докладов. Тематика их весьма разнообразна.

Важные фитоценологические и биогеоценологические проблемы были затронуты в докладах Т. А. Работнова «Некоторые особенности организации биогеоценозов» (15 X 1975) и «Значение сопряженной эволюции

[1] Информацию о деятельности МО ВБО в 1973—1974 гг. см.: «Ботанический журнал», 1976, т. 61, № 3, с. 436—437.

организмов для формирования наземных фитоценозов» (13 X 1976), В. В. Мазинга «К функциональной структуре биогеоценоза верхового болота» (24 III 1976), Б. М. Миркина «О некоторых чертах современной фитоценологии» (24 XI 1976), Г. С. Розенберга «Сравнительный анализ методов прямой и непрямой ординации растительности» (24 XI 1976), А. А. Тишкова «Особенности консортивных связей мхов тундровой и таежной зон» (8 XII 1976) и др.

На заседаниях секции продолжалось обсуждение традиционных для московских геоботаников ценопопуляционных проблем. Были заслушаны, в частности, доклады Л. А. Жуковой и Е. И. Курченко «Особенности возрастной структуры ценопопуляций плотно- и рыхлодерновинных злаков» (26 II 1975), А. А. Уранова и Н. М. Григорьевой «Возрастность ценопопуляций и цикличность их развития» (16 IV 1975), М. В. Маркова «К изучению проявлений пластичности в популяциях пастушьей сумки из разных фитоценозов» (3 III 1976).

Ботанико-географическая тематика за истекшие 2 года была представлена докладами О. С. Гребенщикова «Ботанические аспекты Симпозиума „Альпы—Кавказ“» (12 II 1976) и «О субсредиземноморской зоне и ее аналогах в СССР» (7 IV 1976), В. Н. Павлова и И. А. Губанова «Особенности растительного покрова гор Афганистана» (26 III 1975). Эпизодически обсуждались на секции геоботаники вопросы экологии (доклад Л. Н. Алексеенко «Водный режим луговых растений в связи с условиями среды» — 12 XI 1975), рекультивации земель (доклад Л. В. Моториной 3 XII 1975), агрофитоценологии (доклад В. В. Туганаева «Полевая растительность Волжско-Камского края в историческом отношении» — 3 III 1976), флористики (доклад В. Б. Куваева «Сосудистая флора юга Путораны и ее высотное распределение» — 24 XII 1975), изомерии (доклады Ю. А. Урманцева «Изомерия в живой природе» — 21 IV 1976 и Б. А. Трусова «Полиморфизм структур околоцветника многолетних азиатских видов *Delphinium* L.» — 2 IV 1975).

Секция морфологии и эмбриологии высших растений (руководитель Н. Н. Каден) провела за 2 года 7 заседаний, на которых были заслушаны 9 докладов. Обсуждались различные проблемы. Например, Ю. Л. Никифоров выступил с докладом «Некоторые закономерности развития пыльцевых зерен семенных растений» (19 II 1975), М. А. Гуленкова — «К характеристике возрастных изменений у *Orobus vernus* (23 IV 1975); Р. П. Барыкина и Т. А. Гуланян — «Сравнительный анализ онтоморфогенеза некоторых травянистых и кустарниковых представителей рода *Paeonia*» (23 IV 1975), В. С. Андреев и Фан-Фай — «Возможности использования генетического анализа для расшифровки этапов формирования частей цветка» (10 III 1976) и т. д.

Секция микологии и фитопатологии (руководитель М. В. Горленко) провела совместно с секцией ботаники Московского общества испытателей природы 4—5 февраля 1975 г. конференцию «Современная система грибов». На заседаниях секции были заслушаны и обсуждены доклады В. В. Мазинга «100 лет изучения килы крестоцветных» (2 XII 1975), Л. А. Ищенко «Проблемы иммунитета плодово-ягодных культур к грибным болезням» (23 III 1976), Р. А. Богоявленской «Биология возбудителя переноспороза табака» (15 IV 1976), Ф. Ю. Гельцер «Значение микотрофности в растительном мире» (16 XI 1976) и др. Специальное заседание (22 IV 1975) было посвящено памяти известного фитопатолога Д. Д. Вердеревского.

Секция палинологии (руководитель Е. Д. Заклинская) провела 9 заседаний. Среди докладов, обсуждавшихся на секции, большой интерес вызвали следующие: А. М. Медведевой — «Акритархи верхнего палеозоя Урало-Поволжья» (27 II 1975), Е. Д. Заклинской — «Принципы интерпретации палинологических данных для стратиграфии» (17 IV 1975) и «Основные проблемы палинологии и деятельность секции палинологии МО ВБО» (25 XII 1975), В. В. Украинцевой, Н. Г. Солоневич и Б. А. Тихо-

мирова — «Результаты исследования растительных остатков из желудков ископаемой лошади и мамонта» (26 II 1976), Н. Г. Пашкевич — «Использование электронно-счетной техники в палинологии» (25 III 1976), Н. К. Пановой «История лесов Южного Урала в голоцене» (29 IV 1976) и др.

Секция морфофизиологии растений (руководитель Ф. М. Куперман) провела за 2 года 10 заседаний, на которых заслушано 12 докладов: Н. К. Скворцовой — «Влияние площадей питания на ритм развития и морфологические признаки бегонии» (26 II 1975), З. Г. Ракитиной — «Причины гибели озимых культур под ледяной коркой» (12 XI 1975), В. В. Мурашова — «Опыт применения морфофизиологической оценки потенциальной и реальной продуктивности пшеницы» (25 II 1976), З. А. Морозовой — «Морфофизиологическая характеристика сортов озимой пшеницы трех очагов селекции» (31 III 1976), Й. Понерта — «Проблемы механизмов микроэволюции» (14 IV 1976), Ф. М. Куперман и В. В. Мурашова — «Проблема потенциальной и реальной продуктивности в селекции пшениц» (27 X 1976) и др. Специальное заседание секции с докладами И. Н. Львовой и З. П. Ростовцевой было посвящено итогам II Международного симпозиума по регуляторам роста растений (10 XII 1975).

Как правило, на каждое секционное заседание собиралось от 20 до 80 слушателей. Многие доклады, заслушанные на секциях, вызвали оживленную дискуссию. По рекомендации секций и правления МО ВБО большинство докладов направлено для опубликования в «Бюллетень МОИП, отдел биологический», «Ботанический журнал», журнал «Микология и фитопатология» и другие издания.

Продолжается рост числа членов ВБО, объединяемых Московским отделением, за счет приема достойных представителей ботанических учреждений. На 1 января 1977 г. МО ВБО насчитывает свыше 300 человек.

И. А. Губанов.
Ученый секретарь МО ВБО.

Московский государственный университет.

Получено 18 X 1977.

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ

Дорогие товарищи, я был очень взволнован, когда в вып. 6 «Ботанического журнала» за текущий год прочел Ваше приветствие и теплые пожелания по случаю моего 70-летия.

С 1927 г. я являюсь членом Ботанического Общества; на страницах «Журнала Русского Ботанического Общества» (ныне «Ботанического журнала») опубликована моя первая научная работа. Естественно, что оказанное Вами внимание доставило мне большую радость.

Искренне Ваш В. Б. Сочава.

УКАЗАТЕЛЬ ТОМА 62 (1977 г.)

	Вып.	Стр.
60-летие Великого Октября и советская ботаника	11	1545

Оригинальные статьи

Агапова Н. Д. Цитосистематическое исследование европейских представителей рода *Ornithogalum* L. (сем. *Liliaceae*) флоры СССР. 1. Подроды *Beryllis* (Salisb.) Baker и *Myogalum* (Link) Peterm.	7	970
Артюшенко З. Т. Роль синдесмии при формировании соцветия ценосомы	4	481
Банникова И. А., О. И. Худяков. О структуре нижних ярусов мозаичного лиственнично-кедрового сообщества (Pinus sibirica+Larix sibirica) в восточном Хангае (МНР)	9	1241
Беляева В. А., В. Н. Сипливинский. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов байкальской флоры. III	8	1132
Бурыгин В. А., Л. Е. Маркова. О роли антропогенных факторов в происхождении и развитии эфемеровой растительности Средней Азии	1	28
Васильев Б. Р., Н. С. Ростова. О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях	3	319
Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус. Температура ассимилирующих органов пустынных растений	6	793
Галанин А. В. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере района равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа Западной Чукотки)	8	1089
Гамалей Ю. В. Возрастная кинетика клеточной популяции листа	3	313
Гладышев А. И., Л. Е. Родин. Запасы и динамика органического вещества в тугайных галофитно-кустарниковых сообществах поймы среднего течения Амударьи	11	1572
Гладышев А. И., Л. Е. Родин. Структура и распределение фитомассы в тугайных лесных сообществах поймы среднего течения Амударьи (Туркменская ССР)	1	3
Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская. Ритмика цветения степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма	8	1154
Горбунов М. Г. Магнолия из третичных отложений Западной Сибири	8	1115
Горчаковский П. Л., С. Г. Шиятов. Верхняя граница леса в горах бореальной зоны СССР и ее динамика	11	1560
Данилова М. Ф., Е. М. Бармичева. О возможном участии эндоплазматического ретикулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (Сем. *Hydrocharitaceae*)	2	173
Дариев А. С., В. К. Василевская. О жизненных формах в роде *Gossypium* L.	1	43
Дгебуадзе Н. В., М. П. Солнцева. Антэкология *Carya illinoinensis* (Wangenheim) K. Koch (*Juglandaceae*) в Абхазии	4	509
Дорофеев П. И. К систематике ископаемых *Decodon* J. F. Gmel. (*Lythraceae*)	5	664
Ефремов С. П. Влияние осушения на некоторые анатомо-морфологические особенности хвои многохвойных брахибластов *Pinus sylvestris* L.	5	635
Жукова Г. Я., Т. Б. Соколовская. Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus*, L. (*Ranunculaceae*), перед оплодотворением	11	1600
Карабаев М. К., Т. А. Глаголева, О. В. Заленский. Влияние кислорода на фотосинтез хлореллы	6	802

Касинов В. Б., Л. Е. Павлова. Зависимость морфогенетических реакций зачатков щитков ряски малой на действие 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты от возраста зачатка и его положения в растении. (К проблеме онтогенетического контроля наследственности) . . . 5 625
Коробова С. Н. Движение спермиев в пыльцевой трубке покрытосеменных растений 11 1585
Котелина Н. С., И. Б. Арчегова, Е. С. Братенкова, А. В. Кононенко, В. М. Швецова, Р. А. Рощевская. Изменение травостоя и почвы в процессе развития сеяных лугов в тундре (Коми АССР) 5 654
Кравкина И. М. Формирование кутикулы листа *Astragalus jurchanensis* M. Pop. (*Fabaceae*) 3 330
Куминова А. В. Структура растительного покрова Хакасии и некоторые приемы ее изучения 4 465
Кутузкина Е. Ф., А. Л. Тахтаджян. Некоторые представители сем. *Leguminosae* в сармате Мангюса (Армянская ССР) 7 954

Левковский В. П., Е. А. Тихменев. Экология опыления некоторых арктических овсяниц (*Festuca* L.) 1 35
Лодкина М. М. Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития . . . 12 1731

Малышев Л. И. Критерии подразделения растительного покрова и особенности поясности в горах Северной Азии 10 1393
Манько Ю. И., В. П. Ворошилов, А. Н. Сидельников. Ель *Picea ajanensis* s. l. на северо-западной границе своего распространения 1 15
Матвеева Н. В., Ю. П. Чернов. Арктические тундры на Северо-востоке полуострова Таймыр. 1. . . . . 7 938
Миркин Б. М. О некоторых чертах современной фитоценологии . . . 12 1697
Мусаев П. Ф., Ю. Сосков. О географии и филогении представителей рода *Calligonum* L. 10 1415

Наткевичайте-Иванаускене М. П. Хорологическая оценка флоры сосудистых растений Литвы в связи с ее ботанико-географическим районированием 7 929
Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные и аэрофильные водоросли пустынь Джунгарской и Заалтайской Гоби 12 1709

Одуманова-Дунаева Г. А. Влияние ближней инфракрасной радиации на фотосинтез растений в условиях светокультуры 6 811
Орел Л. И., М. А. Жакова. Механизм вскрывания пыльников томатов *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*) 12 1720

Плиско М. А. Ультраструктура синергид в семязачатках *Calendula officinalis* L. после вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок 11 1612
Плиско М. А. Ультраструктура синергид у *Calendula officinalis* L. в начальный период их развития (до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок) 2 161
Пономаренко В. В. Видовой состав дикорастущих яблонь СССР и центры их генетического разнообразия 6 820
Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям 2 192

Сандина И. Б. Особенности строения и формирования подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. (*Solanaceae*) 3 371
Седельников В. П. Структура и генетические связи высокогорной флоры Кузнецкого Алатау 5 644
Седельникова Н. В. Реликты в лихенофлоре Горной Шории (Кузнецкое нагорье) 3 363
Сиплливинский В. Н. Происхождение флоры Ушканьих островов (оз. Байкал) 3 339
Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов 9 1262
Соколов И. Д., А. М. Бондаренко, А. П. Петров. Ориентация фигур деления и движения ядер на свободноядерной стадии развития эндосперма нуклеарного типа 2 185
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части Советского Дальнего Востока 8 1143
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. в СССР (*Poaceae*) 9 1252
Стешенко А. П. Ритм развития и рост побегов многолетних растений песчаной пустыни Юго-Восточных Каракумов (Туркменская ССР) 4 491

Терехин Э. С. Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений 6 777

Торопова Н. А. Развитие зарослн пролесника *Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*) 10 1433
Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. Популяционная структура, филогенетические взаимоотношения и происхождение полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl aggr. (*Scrophulariaceae*) 11 1548

Фан Фай, М. М. Лодкина. Тератология цветка *Nigella damascena* L. и ее возможное истолкование 12 1742
Федотов В. В. Новые виды эоценовой флоры Райчихи Амурской области 7 961
Филиппова Л. Н. Итоги работ по введению в культуру растений флоры Мурманской области 9 1276
Филиппова Л. А., Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова. О влиянии накопления ассимилятов на фотосинтез у клеток хлореллы 2 179

Шилин П. В. Развитие позднемеловой флоры Казахстана 10 1404
Шилкина И. А. Сравнительно-анатомическая характеристика древесины рода *Oncotheca* Baill. (пор. *Theales*) 9 1273
Шилова Н. В. О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля 3 351
Шулькина Т. В. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. 8 1102

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии 6 832
Юсуфов А. Г., О. Б. Гаврилова. Влияние ИУК, кинетина и условий культивирования на продолжительность жизни укорененных листьев 8 1124

Методика ботанических исследований

Бязров Л. Г., И. Е. Старостин. Косвенный метод определения массы эпилитных лишайников 2 222

Генкал С. И. К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*) 6 848
Герасименко Г. Г. Сравнительный анализ некоторых методов выделения низших таксономических единиц растительности 3 382

Зубарев А. П. Влияние химической обработки на морфологию пыльцы лиственницы (*Larix* Mill., сем. *Pinaceae* Lindl.) 5 673

Ипатов В. С., Л. А. Кирикова. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой 10 1441

Левичев И. Г. Методика крупномасштабного геоботанического картирования горных территорий 9 1287
Лория М. Л., Ю. Л. Меницкий. Эффективный метод сушки растений для гербария 3 393
Лякавичюс А. А., А.-И. И. Красаускас. Применение электронновычислительной техники в гербарии Института ботаники АН Литовской ССР 4 523

Некрасова К. А., Е. А. Бусыгина. Некоторые уточнения к методу количественного учета почвенных водорослей 2 214

Работнов Т. А. О шкале Друде 9 1292

Семкин Б. И., Т. А. Комарова. Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке) 1 54
Скрипников Ю. Г. Ускоренный метод копирования корней растений . . . 6 851

Новые таксоны

Бочанцев В. П. Новый вид рода *Atraphaxis* L. (*Polygonaceae*) из Бадхыза 9 1299
Бочанцев В. П. Род *Agathophora* (Fenzl) Bunge (*Chenopodiaceae*) . . . 10 1447

Водопьянова Н. С. Новые виды сем. *Scrophulariaceae* с западного побережья озера Байкал (Иркутская область) 8 1168

Грудзинская И. А. Новый вид ильма — *Ulmus boissieri* (Boiss.) Grudz. (*Ulmaceae*) из Ирана 6 856

Красноборов И. М. Новый вид рода *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) из Тувинской АССР 6 854

Ломакин Э. Н. Новый вид рода *Armeniaca* Scop. (*Rosaceae*) 6 857

Мардалейшвили Т. К. Новый вид рода *Barbarea* R. Br. (*Brassicaceae*) из субнивального пояса Сванетского хребта (Западная Грузия) 9 1292

Перестенко Л. П. О некоторых поправках к родам *Abbotia* Perest. и *Kallymeniopsis* Perest. 3 398
Петровский В. В. Новый вид лапчатки с острова Врангеля 5 675
Пешкова Г. А. Три новых вида семейства астровых (сложноцветных) из Центральной Сибири 2 226

Сацыперова И. Ф. *Heracleum ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. и новый вид *H. mandenovae* Satzyperova (*Apiaceae*) из Абхазии . . . 8 1163

Хохряков А. П. Два новых вида — *Saxifraga pseudoajanica* Khokhr., сем. *Saxifragaceae* и *Dendranthema xeromorphum* Khokhr., сем. *Compositae* — с хребта Черского (Якутская АССР и Магаданская область) 10 1446

Чернева О. В. Новый вид котовника (*Lamiaceae*) из Средней Азии . . . 3 397

Юрцев Б. А., А. П. Хохряков. Два новых вида рода *Oxytropis* DC. (секция *Orobia* Bunge) из Северо-Восточной Азии 11 1620

Сообщения

Аверьянов Л. В. Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* для Ленинградской и Вологодской областей 4 547
Агапова Н. Д. Новый признак в систематике рода *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*) 6 883
Андреева И. И. Жизненный цикл шпажника гибридного *Gladiolus×hybridus* hort. (*Iridaceae*) 8 1183
Андриенко Т. Л. Распространение, экология и ценология *Drosera intermedia* Hayne (*Droseraceae*) на Украине 8 1207
Андронова Н. Н. О строении семяпочки у *Rubiaceae* Juss. 10 1461
Арушанян Р. И. Роща платана *Platanus orientalis* L. в нагорном Карабахе (Азербайджанская ССР) 1 75
Аскеров А. М. Гроздовник виргинский — новый вид для флоры Кавказа 9 1332
Аскеров А. М. *Pteridophyta* Азербайджана 7 1022
Астрологова Л. Е. Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности в сосняке черничном свежем средней подзоны тайги в Архангельской области 4 591

Бабаев А., Г. С. Каленов. Дешифрирование по аэроснимкам растительности пустынь Западного Туркменистана 12 1759
Батурина В. Н. Материалы к флоре водорослей Оренбургской области 6 911
Белавская А. П., Н. Б. Серафимович. Заросли водяного ореха *Trapa natans* L. s. l., сем. *Trapaceae* на озере Ворохобы Псковской области 7 998
Белинская Н. К., Р. И. Шокова. Засухоустойчивость лиан из рода *Clematis* (*Ranunculaceae*) 9 1341
Беляева Л. Е., Н. С. Фурса, А. А. Смыченко. Эмбриология *Syrenia cana* (Pall. et Mitt.) Neilr. (*Brassicaceae*). 1. Развитие зародыша и эндосперма 10 1453
Беркутенко А. Н. Что такое *Arabis sinuata* Turcz.? (сем. *Cruciferae*) . . . 7 1030
Босек П. З. Новое для СССР местонахождение *Carex umbrosa* Host (*Cyperaceae*) в Брянской области 9 1327
Бочанцев В. П., О. В. Чернева. Новинки Бадхызской флоры 8 1201
Бочанцева В. В. Хромосомные числа двух видов из сем. *Cruciferae* . . . 10 1504
Булохов А. Д. Степные элементы во флоре Брянской области 10 1505
Буянкин В. И. История распространения и ареал *Amaranthus retroflexus*, L. и A. *blitoides* S. Wats. (*Amaranthaceae*) в СССР 12 1779

Васильченко Т. И. Морфогенез *Daphne julia* K.-Pol. (*Thymelaeaceae*), в условиях пастбищного и заповедного режимов 11 1661
Вахтина Л. И., Г. Л. Кудряшова. Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* в Казахстане 4 539
Вахтина Л. И., Р. О. Закирова, Ю. Б. Вахтин. Межвидовые различия по содержанию ДНК и таксономически значимые признаки в роде *Allium* L. (*Liliaceae*) 5 677
Виноградова В. М. Что такое *Peucedanum macrophyllum* Schischk. (*Apiaceae*)? 4 532

Водопьянова Н. С. Диатомовые водоросли из сарматских отложений Закарпатья 6 914
Водопьянова Н. С. Флористические находки в Центральной Сибири 9 1311
Восканян В. Е., О. С. Григорян. Биология *Campanula tridentata* Schreb. в верхней части Альпийского пояса горы Арагац 1 78

Генкал С. И. О тонкой структуре створки диатомеи *Cyclotella pseudostelligera* Hust. (*Bacillariophyta*) 6 909
Георгиевский А. Б., А. Ходжамкулыев. Плодоношение черносаксаульников Репетекского заповедника 8 1169
Гомолицкий Н. П. Новые Юрские цикадофиты Яккабагских гор (Узбекская ССР) 1 86
Горелов М. С., В. И. Матвеев, Н. С. Симакова, А. А. Устинова. Новые данные о флоре Куйбышевской области 9 1330
Гриф В. Г., Л. М. Кетриц, С. К. Черепанов. Кариосистематическое изучение *Trilium rhombifolium* Kom. (*Liliaceae*) из Южного Приморья 11 1639
Громов Б. В., К. А. Мамкаева, Н. Н. Титова, Г. Н. Войнова. *Chlamydomonas proteus* Pring. из кислых источников полуострова Камчатка 7 1049
Грубов В. И. Седьмое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики 9 1309
Гуленкова М. А. Становление жизненной формы у *Lathyrus sylvestris* L. (*Fabaceae*) в онтогенезе 5 704
Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии 5 691
Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге 3 429
Гусейнова С. О. Микроспорогенез у лапины *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth (*Juglandaceae*) 11 1647

Демьянов В. А. Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и рединах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72°30′ с. ш.) . . . 9 1333
Демьянова Е. И., Н. В. Покатаева. Некоторые данные о гинодиэции у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*) 10 1469
Домрачева Л. И. Изучение пространственного распределения водорослей в почве 12 1748

Евстифеев Ю. Г., Е. И. Рачковская. О приуроченности *Allium polyrrhizum* Turcz. к почвенно-грунтовым условиям 5 684

Жукова П. Г., В. В. Петровский. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. 8 1215
Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии 2 229
Журба О. В. Дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики 2 245

Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз 12 1767
Захариади К. А. Заметки о внутривидовой классификации рода *Ornithogalum* (*Liliaceae*) 11 1624
Земскова Е. А. Кариологическое изучение некоторых видов *Plantago* L. (*Plantaginaceae*) 9 1301
Зубкова И. Г. Модусы образования устьичного аппарата листа в сем. *Ranunculaceae* Juss. 8 1179

Иванюкович Л. К. Анатомическое строение листа некоторых видов сорго (*Sorghum* Moench subgen. *Sorghum*) 4 578
Имханицкая Н. Н. Об ископаемом роде *Forskohleanthium* Conw. из балтийских янтарей 3 411
Йорданов И. Т. Влияние повышенной температуры на фотосинтез и распределение C^{14} у листьев различного физиологического состояния 1 93

Каленов Г. С. Эколого-географический анализ распространения *Tortula desertorum* Broth. в пустынях Средней Азии 7 1015
Кашапов Р. Ш., Н. Манибазар, Б. М. Миркин, Л. И. Онищенко. К географии ив в поймах рек МНР 5 699
Кириллова В. П. О большом жизненном цикле чины луговой (*Lathyrus pratensis* L.) 11 1652
Киселева Т. М. Структура листа и пластидного аппарата некоторых травянистых видов елового леса 7 1011
Климова Р. С. Раннепалеогеновые представители семейств *Menispermaceae*, *Rhamnaceae* и *Cornaceae* Приморья 3 399
Косенко В. Н. Сравнительно-кариологическое изучение *Leontice ewersmannii* Bunge и L. *incerta* Pall. (сем. *Berberidaceae*) 7 1042
Косенко В. Н. Сравнительно-кариологическое изучение трех родов сем. *Berberidaceae* (*Leontice*, *Bongardia*, *Gymnospermium*) 2 235

Косых В. М., М. И. Карасюк. Новый вид для флоры Крыма — *Polygonum alpinum* All. (*Polygonaceae*) 10 1511
Красноборов И. М., М. Н. Ломоносова, С. А. Тимохина, В. М. Ханминчун. Четвертое дополнение к флоре Тувинской АССР 9 1315
Куликов Г. В., З. В. Иванцова. Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму 7 1053

Ловелиус Н. В., Т. Г. Горелова, В. И. Кузнецов. Рост фисташки *Pistacia vera* L. (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последние 100 лет и возможности его прогнозирования 10 1491
Лунева Л. С. Размножение ирисов (*Iridaceae*) методом культуры апикальных меристем 3 416
Лунева Л. С. Строение и биология вегетативных почек ириса (*Iridaceae*) 4 563
Львов П. Л. Анализ водно-болотной и прибрежной флоры Аграханского залива Каспия 1 64
Львов П. Л. Водно-болотная флора горного Дагестана 8 1210
Лякавичюс А. А., В. Ф. Буткус, Ю. А. Ясконис. Новые и редкие виды растений Литвы 6 906

Макарова И. В. Новые данные о роде *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Азовского моря 6 907
Макарова И. В. Новые материалы к познанию рода *Thalassiosira* Cl. (*Thalassiosiraceae*) из Черного моря 4 537
Макрый Т. В., Л. В. Бардунов. Находка чозении *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvots. (*Salicaceae*) западнее Байкальского хребта (Предбайкалье) 11 1669
Мандрик В. Ю., Е. А. Ментковская. Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe (*Rosaceae*) в Украинских Карпатах (Микроспорогенез. Дифференциация семяпочки и развитие женского гаметофита) 7 1062
Матвеев В. И. О цветении рясок (*Lemnaceae*) в водоемах Заволжья . . . 10 1498
Миронова Л. Н. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов ириса Приморья 4 575
Мовсесян С. Н., И. П. Каспарова. Семигамия у *Rudbeckia laciniata* L. при различных способах опыления 3 422
Мусаев С. Г. Новые адвентивные злаки Азербайджана 12 1790

Науменко А. Т. О новом местонахождении ели аянской *Picea ajanensis* Fisch. ex. Carr. на Камчатке 4 555
Нижников В. С. О таксономии *Cerasus pumila* (L.) Michx. и *C. besseyi* (Bailey) Lunell (*Rosaceae*) 4 533
Новиков В. С. *Juncus membranaceus* Royle (*Juncaceae*) — новый вид флоры СССР 1 85
Носова Л. И. Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. (*Compositae*) на Памире 4 568

Петров В. Е., Н. Х. Сейфулина, А. П. Лоскутников. Энергетика ассимилирующих клеток и фотосинтез. 4. Роль азота и фосфора в формировании внутриклеточного энергетического баланса ассимилирующей клетки 1 105
Петрова Л. Р., А. В. Добротворская. Морфология лодикул бамбуков 3 405
Петрова Н. А., Г. Ф. Расплетина, Б. Л. Гусаков. Изучение потребности фитопланктона озер различного типа в биогенных элементах методом планируемых добавок 7 984
Петровский В. В., Т. М. Королева. *Saxifraga porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky в Азии 4 528
Пивоварова Ж. Ф., Д. И. Берман. О концентрации диатомовых водорослей в ризосфере полыней 4 588
Пименов М. Г. *Vicatia* DC. — новый для флоры СССР род семейства *Umbelliferae* 9 1321
Плотников В. В. Онтогенез и строение спорофита *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Huperziaceae*) на Южном Урале . . . 7 1003
Плотников В. В. Онтогенез спорофита *Lycopodium annotinum* L. (*Lycopodiaceae*) и структура его популяций 8 1196
Полозова Т. Г. Наблюдения за цветением пушицы влагалищной *Eriophorum vaginatum* L. (*Cyperaceae*) на Западном Таймыре 9 1338
Попов К. П. Новая находка межвидового гибрида фисташки (*Pistaciaceae*) в Южной Туркмении 8 1203

Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. 7 1034
Рытова Н. Г. Влияние яровизации и покоя на рост и строение первых листьев побегов *Triticum aestivum* L. 6 862

Савин В. Н., В. Ф. Николаенко. Изменение жаростойкости листьев томатов в зависимости от возраста и ярусности 12 1753

Савич-Любицкая Л. И. Заметка о роде *Saviczia* A. Arb. et I. Arb. (*Bryophyta*) 3 438
Сафаров И. С. Новое местонахождение железного дерева *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (сем. *Hamamelidaceae* Lindl.) на Большом Кавказе 2 248
Снигиревская Н. С. Корневище матониевого папоротника (сем. *Matoniaceae*, пор. *Filicales*) из юрских отложений Восточной Сибири . . . 6 858
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. О наименьшем числе хромосом (2n=4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronov (*Poaceae*) 2 241
Старикова В. В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов *Rosa* (сем. *Rosaceae*) 10 1500
Сулялина А. В. Связь состава горно-тундровых сообществ с некоторыми свойствами почв в Хибинских горах 10 1523

Тарасевич В. Ф. Пыльца *Trapa* L. (сем. *Trapaceae*) в миоценовых отложениях Русской равнины 5 696
Тимохина С. А., В. М. Ханминчун. Об *Allium mongolicum* Regel во флоре Тувинской АССР 1 82
Трифонова В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) 6 866
Трифонова И. С., В. И. Мартынова. Видовой состав фитопланктона разнотипных озер центральной части Карельского перешейка . . . 7 990
Туганаев В. В., В. А. Тычинин. Краткий очерк сорной растительности картофельных огородов юга Вятско-Камского края (Удмуртская АССР) 4 559
Тышкевич Г. Л. Систематическое положение бука, произрастающего в Молдавии 6 876

Украинцева В. В. Пыльца *Cistus tauricus* Presl из отложений одинцовского межледниковья Ивановской области 4 553
Ульянова Т. Н. Новые заносные растения во флоре Магаданской области 5 694

Федорончук Н. М. Цитотаксономическая характеристика двух видов рода *Trinia* Hoffm. (*Apiaceae*) 9 1305

Харкевич С. С., Т. Г. Буч, В. Ю. Баркалов, М. Ю. Горшков, А. Е. Кожевников. Флора и растительность о. Верхотурова в Беринговом море 6 886
Хртек И., М. Шоуркова. Дополнение к флоре западных областей Украинской ССР 1 90

Цибанова Н. А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Thymus marschallianus* Willd. (*Lamiaceae*) в северной степи (Курская область) 1 101

Чепик Ф. А. Морфогенез всходов и одно-двулетних сеянцев *Pinus sylvestris* L. 1 70
Черняева А. М. Флора острова Зеленый (Малая Курильская гряда) 11 1627

Шевченко С. В. К вопросу о получении гаплоидных растений в культуре пыльников *Nicotiana tabacum* L. (*Solanaceae*) 8 1176
Шехов А. Г. Лотосу Кубани — более четверти века 3 440
Шлякова Е. В. Сегетальные сорные растения Ярославского Поволжья 12 1785
Шлякова Е. В. Сорные растения полей Калининской области 9 1345
Шоферистова Е. Г., В. Д. Работягов, В. И. Машанов. Органогенез и биология цветения лаванды и лавандина 10 1479
Шретер А. И., О. А. Овдиенко, Л. Н. Зайко. Распространение видов рода *Helichrysum* Mill. (сем. *Asteraceae*) на Кавказе и в Крыму 6 900
Шулц А. А. Адвентивная флора города Риги 10 1513
Шухтина Г. Г. О суточном ходе теплоустойчивости клеток листьев некоторых растений Заполярья и умеренной зоны 1 112

Яковлев Г. П. Обзор рода *Alexa* Moq. (*Fabaceae—Angylocalyceae*) . . . 3 432

Обзорные статьи

Зажицкий Казимеж. Современные направления геоботанических исследований в Польше 2 251

Кожевников Ю. П. Критический обзор данных, касающихся проблемы флорогенеза Чукотки 3 445

Малышев Л. И. Электронная обработка данных в гербарном деле и флористике 5 713

Матиенко Е. Б., В. Ф. Машанский, Б. Т. Матиенко. Концентрические мембранные структуры клеток растений. Пространственная организация и морфологическая природа 2 267

Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян 9 1350

Школьник М. Я., А. Н. Маевская. Различия в чувствительности к борному дефициту разных таксонов и их причины 10 1528

Охрана растительного мира

Долуханов А. Г., М. Ф. Сахокиа. К вопросу о сохранении редких видов растений 3 461

Колесников Б. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. А. Дыренков. Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе. (Ленинград, 3-10 июля 1975) 12 1792

История науки

Николаева М. Г. К 100-летию изучения семян в СССР 9 1369

Цветаева Е. М. Петроградский ботанический сад в 1918—1921 годах 12 1808

Потери науки

Андреев В. Н., Л. Е. Комаренко. Памяти Веры Александровны Шелудяковой. (27 V 1885—22 III 1975) 12 1814

Бахтеев Ф. Х. Аким Кузьмич Ефейкин. (11 IX 1902—8 I 1974) 2 278

Юбилеи и даты

Барбарич А. И., В. И. Чопик. Михаил Иванович Котов. (К 80-летию со дня рождения) 1 120

Кожевникова С. К., И. И. Ралдугин. Николай Иванович Рубцов. (К 70-летию со дня рождения) 9 1374

Лебедев Д. В., П. Д. Соколов. Александр Александрович Федоров. (К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности) 2 282

Скрипченко А. Ф. Павел Дионисьевич Ярошенко. (К 70-летию со дня рождения и 50-летию научно-педагогической деятельности) . . . 10 1541

Ботанические путешествия

Кожевников Ю. П. Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ) 4 597

Критика и библиография

Борисова И. В., Е. М. Лавренко. (Рецензия). Биологическая флора Московской области. Вып. 1. 1974. Вып. 2. 1975 . . . . . 7 1074

Галкина Е. А. *Г. Кауле.* Переходные и верховые болота Южной Германии и Вогез. 1974 . . . . . 12 1819

Гамалей Ю. В. (Рецензия). Межклеточные связи у растений: исследование плазмодесм. 1976 . . . . . 3 463

Голубев В. Н., *С. Н. Зиман.* Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. 1976 . . . . . 1 122

Камелин Р. В. (Рецензия). Конспект флоры Рязанской Мещеры. Ред. В. Н. Тихомиров. 1975 . . . . . 5 739

Камелин Р. В., Т. Н. Попова. О втором издании «Красной книги» . . 9 1378

Кирпичников М. Э. (Рецензия). Так ли нужно писать руководства? 1975 1 136

Кононов К. Е., Б. М. Миркин. Луга Якутии. 1975 . . . . . 6 924

Котов М. И. (Рецензия). Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 1975 . . . . . 6 927

Куваев В. Б., В. И. Чопик. (Рецензия). Индекс Холменсис, IV. 1974 1 140

Кузнецов Л. А. *К. Р. Витко, Л. П. Николаева.* Берегите Зеленое Чудо 9 1386

Лебедев Д. В. (Рецензия). Иранский журнал ботаники. 1976 . . . . . 4 611
Лебедев Д. В. *К. Эссер.* Тайнобрачные: синезеленые водоросли, водоросли, грибы, лишайники. Практикум и учебник 8 1234
Лебедев Д. В. (Рецензия). Прогресс в Ботанике: морфология, физиология, генетика, таксономия, геоботаника. Т. 38. 1976 . . . . . 9 1391

Матвеева Е. П., *К. А. Куркин.* Системные исследования динамики лугов. 1976 . . . . . 4 615
Матвеева Е. П. (Рецензия). Луга Якутии. 1975 . . . . . 6 923
Матвеева Е. П. (Рецензия). Сезонная динамика степных, лугостепных и луговых сообществ северного макросклона Киргизского Ала-Тоо. 1975 . . . . . 5 758
Матвеева Е. П. (Рецензия). Справочник по урожайности пастбищ и сенокосов Киргизской ССР. 1975 . . . . . 5 757
Минибаев Р. Г., Б. М. Миркин, Р. В. Уразметов, Ф. М. Ханов. *А. А. Часовенная.* Основы агрофитоценологии. 1975 . . . . . 1 124
Минибаев Р. Г., Б. М. Миркин, З. М. Назирова, Ф. М. Ханов. *В. Хильбиг.* О состоянии агрогеоботанических исследований в ГДР. 1975 8 1232
Миркин Б. М. (Рецензия). Аспекты ботанических исследований в Эстонской ССР. 1975 . . . . . 2 293
Миркин Б. М. *В. И. Парфенов, Г. А. Ким* Динамика лугово-болотной флоры и растительности под влиянием осушения 11 1701
Миркин Б. М. (Рецензия). Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. VIII. Структура и динамика основных экосистем МНР. 1976 . . . . . 2 290
Миркин Б. М. *Х. Х. Трасс.* Геоботаника. История и современные тенденции развития 2 286
Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. *Д. Мюллер-Домбойс, Х. Элленберг.* Цели и методы экологии растительности. 1974 . . . . . 2 296
Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. *П. Ф. М. Смарт, С. Е. Мейкок, Д. М. Ламберт.* Исследование свойств количественных геоботанических данных. I. Предварительное изучение. 1974. II. Дальнейшее сравнение данных. 1976 . . . . . 5 753

Назирова З. М., Б. М. Миркин, Ф. Х. Ханов. (Рецензия). Проблемы агрогеоботаники. 1975 . . . . . 4 612

Обух П. А. *В. М. Андреева.* Род *Chlorella.* Морфология, систематика, принципы классификации. 1975 . . . . . 8 1235
Обух П. А., В. М. Шаларь, Д. Г. Воденичаров. (Рецензия). Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. I. 1974 . . . . 9 1380

Паянская-Гвоздева И. И. *Д. С. Берд.* Картирование растительности Западной Австралии. 1975. *Д. С. Берд.* Налларбор. Серия карт растительности 1 : 1 000 000. Объяснительная записка к листу № 4. 1975 . . . . . 12 1825
Поддубная-Арнольди В. А. *Е. Л. Кордюм, Г. И. Глущенко.* Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. 1976 . . . 9 1382
Попова Т. Г. *З. І. Асаул.* Визначник евгленових водоростей Української РСР. 1975 . . . . . 1 133
Поруцкий Г. В. *И. И. Голубинский.* Биология прорастания пыльцы. 1974 9 1384

Работнов Т. А. (Рецензия). Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. 1976 . . . 5 733
Рубцов Н. И. *Д. Н. Доброчаева, Б. В. Заверуха, Л. И. Сипайлова.* Ботанический музей. Путеводитель. 1976 . . . . . 8 1224

Семенова-Тян-Шанская А. М. (Рецензия). Конспект флоры Рязанской Мещеры. Ред. В. Н. Тихомиров. 1975 . . . . . 5 737
Семенова-Тян-Шанская А. М. (Рецензия). Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье. Вып. 1, 1975; вып. 2, 1976 . . . 8 1225
Семенова Тян-Шанская А. М. (Рецензия). Экология и эстетика ландшафта (монографический сборник). 1975 . . . . . 1 128
Скворцов А. К. *Д. Кент.* Историческая флора Миддлсекса. 1975 . . . . 5 750

Терехин Э. С., Т. Б. Батыгина. *В. А. Поддубная-Арнольди.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. 1976 . . . . . 6 920
Тихменев Е. А. *М. Проктор, П. Ио.* Опыления цветков. 1975 . . . . . 11 1697
Толмачев А. И. *Яворка-Чаподи.* Иконография флоры юго-восточной части Центральной Европы 12 1818

Удра И. Ф. *Г. Э. Куренцова.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. 1973 . . . . . 5 743

Черников А. М. *Б. Н. Комиссаров.* Григорий Иванович Лангсдорф (1774—1852). 1975 . . . . . 1 131

Школьник М. Я. *П. К. Власюк, В. И. Ивченко.* Физиологическое значение молибдена для растений. 1975 . . . . . 1 138

Шмидт В. М., О. В. Ребристая. *Хенниг Хеуплер.* Статистический анализ точечно-растровых карт распространения сосудистых растений южной части Нижней Саксонии. 1974 . . . . . 9 1388

Юрковская Т. К. *К. Рыбничек.* Растительность болот южной части Чешско-Моравской возвышенности 12 1822

Яковлев Г. П. (Рецензия). Новые информационные издания по растениям порядка бобовых (*Fabales*) 2 300

Хроника

Ахундов Г. Ф., Р. А. Фаталиев. Гербарии Баку: история и современное состояние 4 618

Барбарич А. И., М. И. Котов, Т. Я. Омельчук-Мякушко. Центральнореспубликанский гербарий в Киеве. (764) — VI делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества 5 769

Блюменталь И. Х., Ю. Н. Нешатаев. О состоянии фитоценариев (фитоценотек) в ботанических учреждениях Советского Союза 1 143

Боч М. С., А. С. Карпенко. Семинар-совещание «Охрана природы нечерноземной зоны РСФСР в связи с программой ее мелиорации» (Иваново, 22—28 марта 1976 г.) 1 145

Воробейков Г. А., С. С. Харкевич, Н. Н. Качура. III сессия Дальневосточного регионального научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира» (Комсомольск-на-Амуре, 18—21 мая 1976 г.). 5 760

Галанин А. В., Н. Н. Золотухин, Л. В. Марина. Гербарий и перспективы флористических исследований в Алтайском заповеднике 4 622

Кашин В. И. Пятые Перфильские чтения (5—6 IV 1977, Архангельск) 12 1830

Лекавичюс А. А., А. М. Семенова-Тян-Шанская. XIII экспедиция-конференция Прибалтийских ботаников. (Литва, 22—29 VI 1976) 8 1237

Лисс О. Л., Н. А. Березина. Итоги Всесоюзного совещания «Генезис и динамика болот». (Москва, 22—26 декабря 1975 г.) 2 303

Работнов Т. А. Об организации Международного общества по демографии растений 11 1713

Тюлин С. Я. Первое заседание комиссии по изучению дикорастущих ягодников при секции лесоведения и дендрологии Всесоюзного ботанического общества (г. Кострома, 12—14 ноября 1975) 1 154

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Ткаченко В. С. Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1976 г. 11 1715

Письма в редакцию

Кац Н. Я. О статье Т. К. Юрковской «География растительного покрова типов болотных массивов европейской части СССР». (Бот. ж., 60, № 9, 1975) 1 155

ИСПРАВЛЕНИЕ

По недосмотру редактора в № 6 за 1977 г. «Ботанического журнала» допущены опечатки:

1. В заголовке статьи И. А. Грудзинской на стр. 856 вместо Ulmus boissieri (Boiss.) Grudz. следует читать *Ulmus boissieri* Grudz.

2. В статье Э. Н. Ломакина на стр. 857 вместо Species *Armeniacae* Scop. nova следует читать Series *Armeniacae* Scop. nova.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Б. М. Миркин. О некоторых чертах современной фитоценологии 1697
Л. Н. Новичкова-Иванова. Почвенные и аэрофильные водоросли пустынь Джунгарской и Заалтайской Гоби 1709
Л. И. Орел, М. А. Жакова. Механизм вскрывания пыльников томатов *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*) 1720
М. М. Лодкина. Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития 1731
Фан Фай, М. М. Лодкина. Тератология цветка *Nigella damascena* L. и ее возможное истолкование 1742

СООБЩЕНИЯ 1748

Л. И. Домрачева. Изучение пространственного распределения водорослей в почве. (1748). — **В. Н. Савин, В. Ф. Николенко.** Изменение жаростойкости листьев томатов в зависимости от их возраста и ярусности. (1753). **А. Бабаев, Г. С. Каленов.** Дешифрирование по аэроснимкам растительности пустынь Западного Туркменистана. (1759). — **Л. Б. Заугольнова.** Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз. (1767). — **В. И. Буянкин.** История распространения и ареал *Amaranthus retroflexus* L. и *A. blitoides* S. Wats. (*Amaranthaceae*) в СССР. (1779). — **Е. В. Шлякова.** Сегетальные сорные растения Ярославского Поволжья. (1785). — **С. Г. Мусаев.** Новые адвентивные злаки Азербайджана. (1790).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1792

Б. П. Колесников, А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. А. Дыренков. Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе. (Ленинград, 3—10 июля 1975). (1792).

ИСТОРИЯ НАУКИ 1808

Е. М. Цветаева. Петроградский ботанический сад в 1918—1921 годах. (1808).

ПОТЕРИ НАУКИ 1814

В. Н. Андреев, Л. Е. Комаренко. Памяти Веры Александровны Шелудяковой (27 V 1885—22 III 1975). (1814).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1818

А. И. Толмачев. *Яворка—Чаподи.* Иконография флоры юго-восточной части Центральной Европы. (1818). — **Е. А. Галкина.** *Г. Кауле.* Переходные и верховые болота Южной Германии и Вогез. 1974. (1819). — **Т. К. Юрковская.** *К. Рыбничек.* Растительность болот южной части Чешско-Моравской возвышенности. (1822). — **И. И. Паянская-Гвоздева.** *Д. С. Берд.* Картирование растительности Западной Австралии. 1975. *Д. С. Берд.* Налларбор. Серия карт растительности 1 : 1 000 000. Объяснительная записка к листу № 4. 1975. (1825).

ХРОНИКА 1830

В. И. Кашин. Пятые Перфильевские чтения (5—6 IV 1977, Архангельск). (1830). — **И. А. Губанов.** Московское отделение Всесоюзного ботанического общества в 1975—1976 гг. (1832).

Указатель тома 62 (1977) 1836

Vol. LXII *№ 12*

December, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

B. M. Mirkin. On some features of modern phytocoenology 1697
L. N. Novichkova-Ivanova. Terrestrial algae of deserts of Dzungaria and Transaltai Gobi 1709
L. I. Oryol, M. A. Zhakova. The mechanism of anther dehiscence of tomato *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*) 1720
M. M. Lodkina. Teratology of the flower, the morphological nature of its organs and the homology problem from the view of developmental genetics 1731
Phan Phai, M. M. Lodkina. The teratology of the *Nigella damascena* L. flower and its possible interpretation 1742

REPORTS 1748

L. I. Domracheva. The study of spatial distribution of algae in soil. (1748). — **V. N. Savin, V. F. Nikolenko.** Heat tolerance changes in tomato leaves depending on their age and tier. (1753). — **A. Babayev, G. S. Kalenov.** Interpretation of aerophotographs of vegetation of Western Turkmenistan deserts. (1759). — **L. B. Zaugolnova.** Analysis of plant coenopopulations as a method of studying anthropogenic effects on phytocoenoses. (1767). — **V. I. Bujankin.** The history of spreading and the area of *Amaranthus retroflexus* L. and *A. blitoides* S. Wats. (*Amaranthaceae*) in the U. S. S. R. (1779). — **E. V. Shlyakova.** Segetal weed plants of Yaroslavl region of Volga upper reaches. (1785). — **S. G. Musayev.** New adventive *Poaceae* of Azerbaijan. (1790).

PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS 1792

B. P. Kolesnikov, A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya, S. A. Dyrenkov. Protection of the world of plants at the XII International botanical congress. (1792).

HISTORY OF SCIENCE 1808

E. M. Tsvetayeva. The Petrograd botanical garden in 1918—1921. (1808).

LOSSES OF SCIENCE 1814

V. N. Andreev, L. E. Komarenko. In memoriam Vera Aleksandrovna Sheludyakova (27 V 1885—22 III 1975). (1814).

REVIEWS 1818

A. I. Tolmatchev. *Javorka—Csapody.* Iconography of the flora of South-Eastern part of Central Europe. (1818). — **E. A. Galkina.** *G. Kaule.* Transitional and raised bogs of Southern Germany and Vogesen. 1974. (1819). — **T. K. Yurkovskaya.** *K. Rybníček.* The vegetation of mires of Southern part of Czecho-Moravian elevation. 1974. (1822). — **I. I. Payanskaya-Gvozdeva.** *J. S. Beard.* The vegetation survey of Western Australia. 1975. *J. S. Beard.* Nullarbor. 1 : 1 000 000 vegetation map series. Explanatory note to sheet № 4. 1975. (1825).

CHRONICLE 1830

V. I. Kashin. The Fifth Perfilyev readings (5—6 IV 1977. Arkhangelsk). (1830). — **I. A. Gubanov.** The Moscow division of the All-Union Botanical society during 1975—1976. (1832).

Index to the volume LXII (1977) 1836

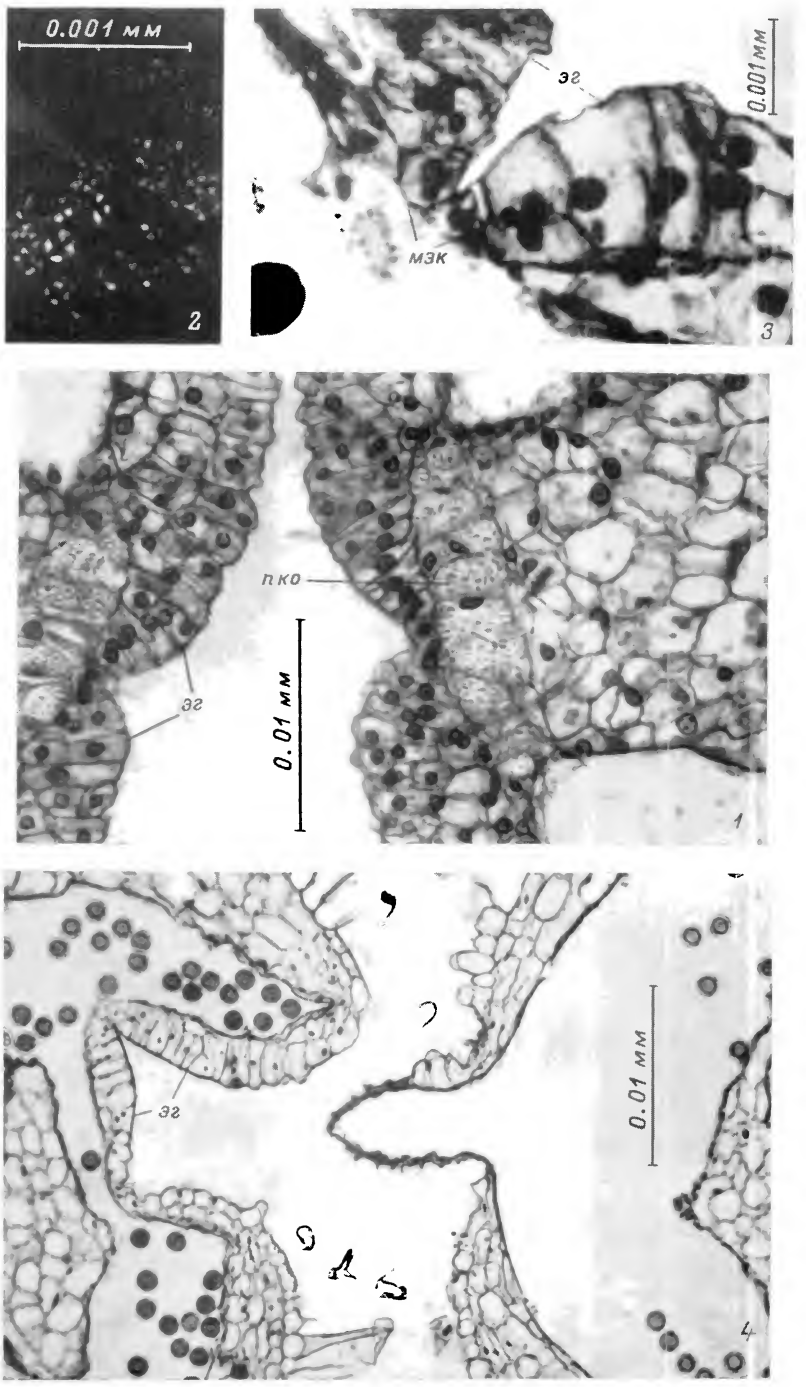


Таблица I

1, *3* — участки поперечных срезов пыльника цветка томатов *Lycopersicon esculentum* сорта Молдавский ранний в зоне формирования устья; *4* — то же у пыльников с функциональной мужской стерильностью: *2* — кристаллы оксалата кальция в поляризованном свете.
эг — эпидермальные гребни; *мэк* — мелкие разрывающиеся впоследствии эпидермальные клетки между двумя гребнями; *пко* — паренхимные клетки с кристаллами оксалата кальция.

К стр. 1727

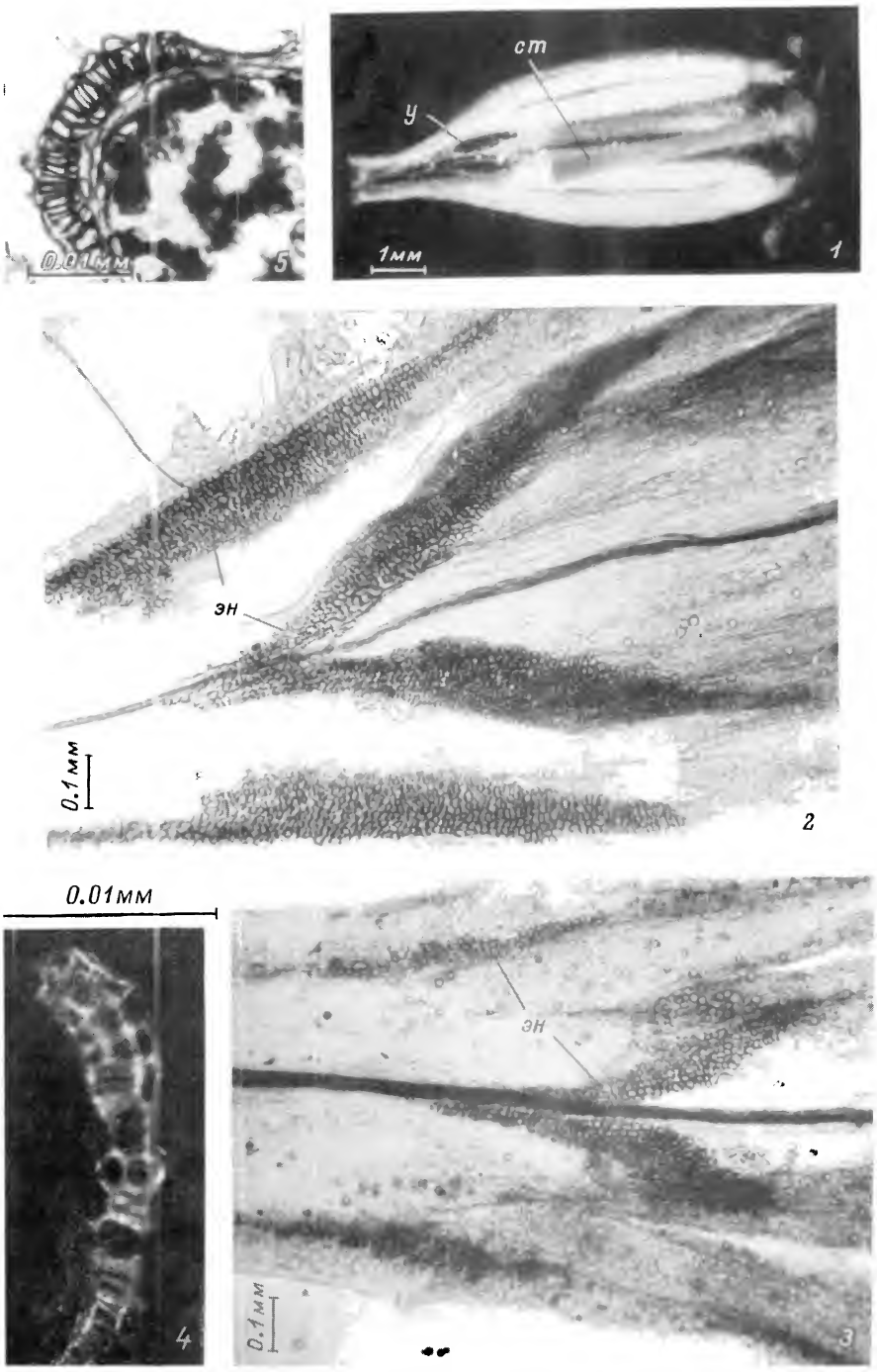


Таблица II

1 — тычиночная колонка из цветка *Lycopersicon esculentum* во время вскрывания пыльников, часть тычиночного комплекса удалена; *2* — участки просветленных в щелочи пыльников со стороны щели вскрывания у цветков сорта Молдавский ранний; *3* — то же у формы с функциональной мужской стерильностью; *4* — поперечные срезы пыльцевых гнезд в зоне формирования фиброзных утолщений в клетках эндотеция после извлечения растворимых полисахаридов в поляризованном свете; *5* — то же после проведения реакции ШИК.

у — устье, *ст* — столбик, *эн* — эндотеций с фиброзными утолщениями клеточных оболочек.



Рис. 1. Нормальный цветок *Nigella damascena*.



Рис. 2. Многонектарниковый цветок *N. damascena* с переходными формами от нектарников к тычинкам и лепесткам.

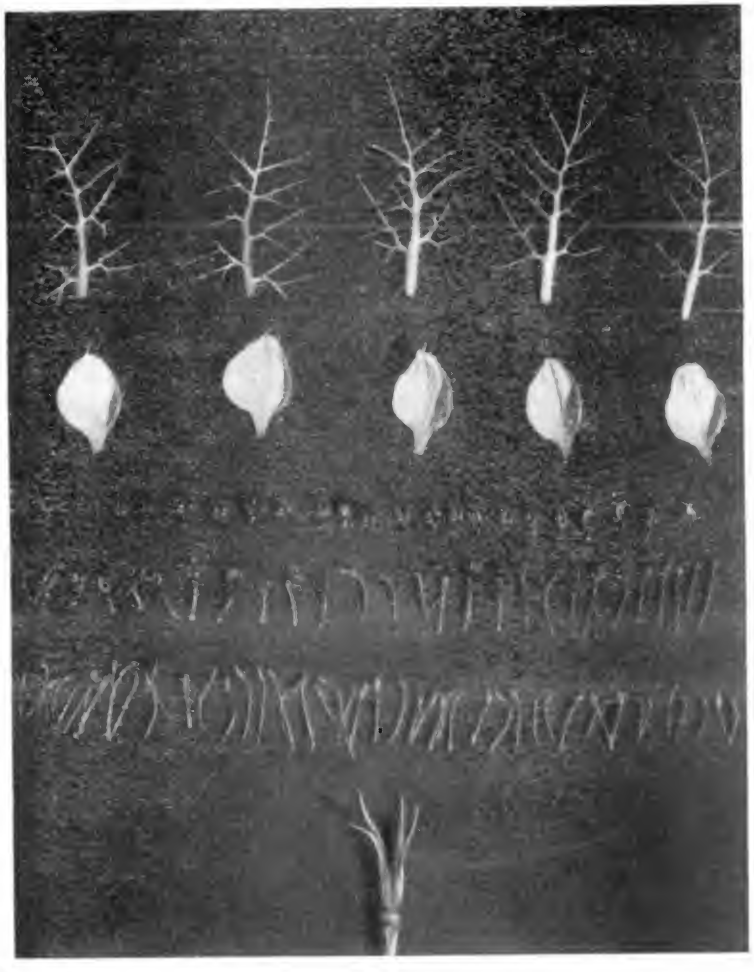


Рис. 3. Элементы цветка *N. damascena* с увеличенным числом нектарников и тычинок с переходными формами между ними.

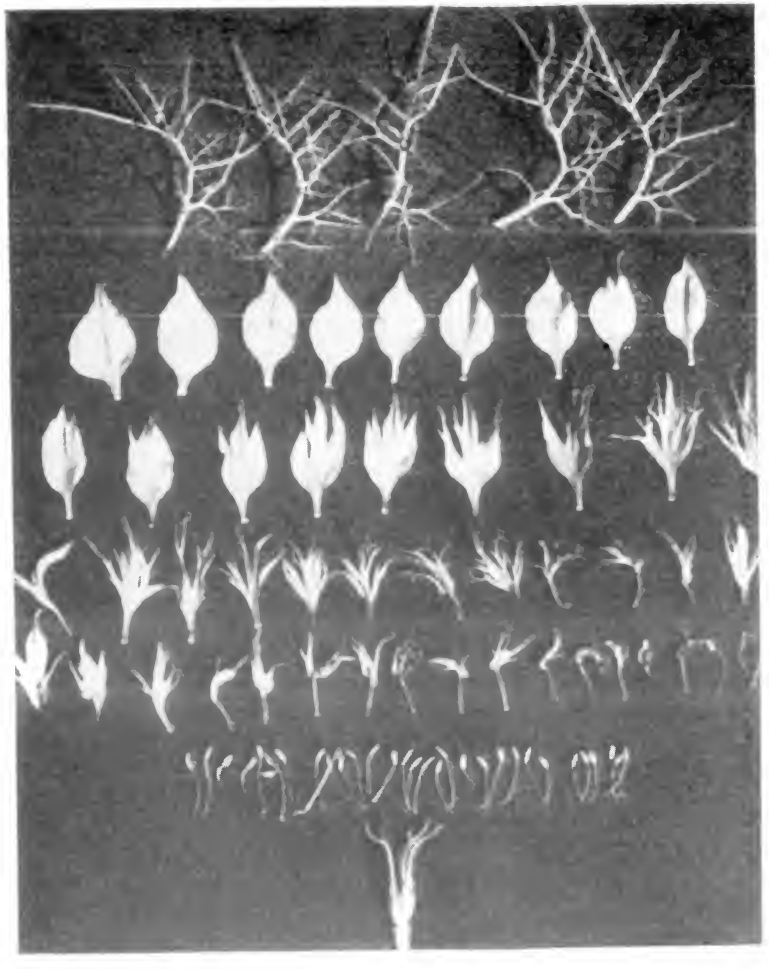


Рис. 4. Элементы цветка *N. damascena* с переходными формами от лепестков к тычинкам.



Рис. 5. Цветок *N. damascena* с увеличенным числом лепестков ненормального строения.



Рис. 6. Цветок *N. damascena* с многочисленными листовидными элементами и переходными формами к плодолистикам.



Рис. 7. Цветок *N. damascena* с аномальным гинецеем.



Рис. 8. Листовидный элемент цветка *N. damascena* с семяпочками.

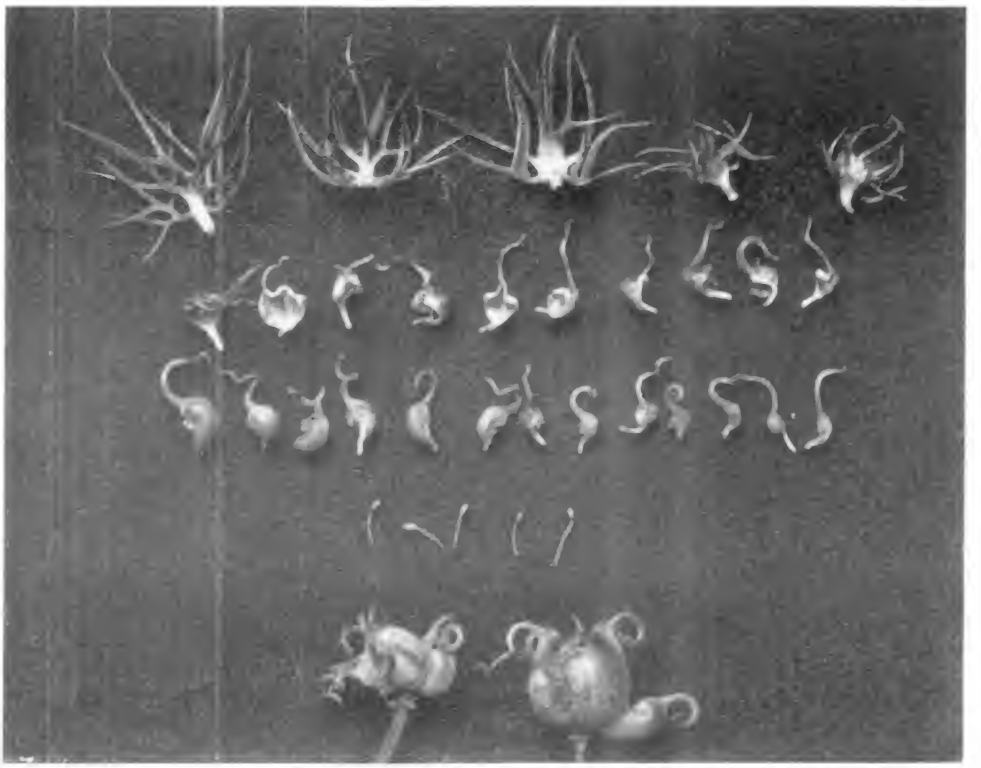


Рис. 9. Плодолистиковидные элементы цветка *N. damascena* между чашелистиками и тычинками.



Рис. 10. Цветок *N. damascena* с дополнительным кругом аномальных плодолистиков.



Рис. 11. Аномальный гинецей *N. damascena.*



Рис. 12. Цветок *N. damascena* с двумя кругами плодолистиков.



Рис. 13. Пролиферация цветка *N. damascena*.

1 р. 50 к.

Индекс
70056